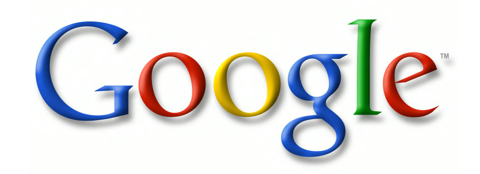
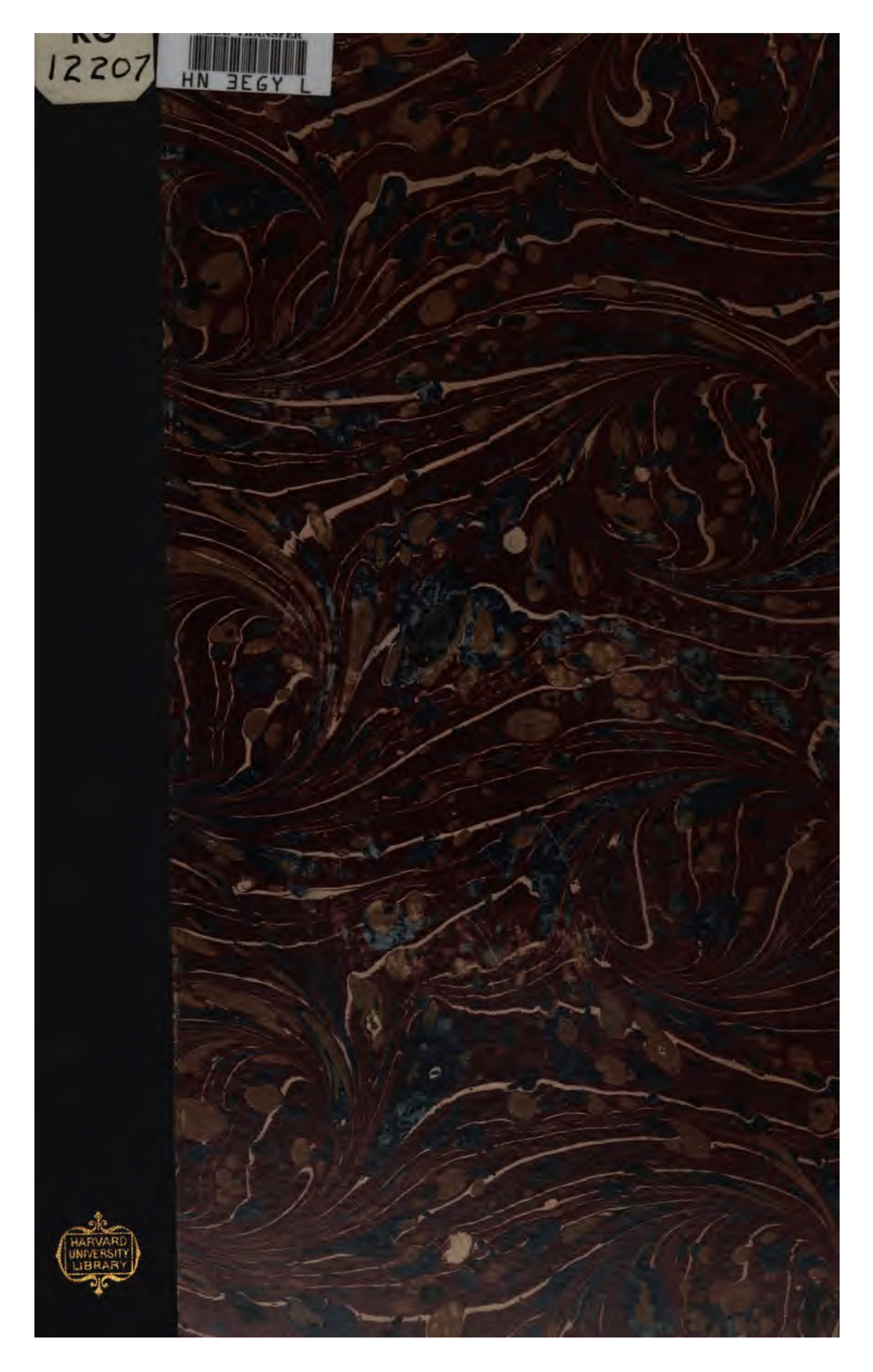



12207
HN 3EGY L
HARVARD
UNIVERSITY
LIBRARY

Pflanzen und Schnecken.

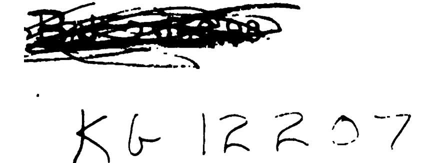
Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass.

Von

Dr. Ernst Stahl,
Professor der Botanik an der Universität Jena.

(Sonder-Abdruck aus der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin. Bd. XXII. N. F. XV.)

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.



Dem Andenken

Anton de Bary's

in Dankbarkeit und Verehrung.



Inhaltsverzeichnis.



Einleitung.

Die Erforschung der Beziehungen zwischen Pflanzenwelt und Tierwelt ist nach langjähriger Vernachlässigung durch DARWIN's gewaltige Anregung zu einem der am erfolgreichsten kultivierten Gebiete der Biologie herangewachsen. Der fördernde Einfluß gewisser Tiere auf die Fortpflanzung und Verbreitung vieler Pflanzen ist namentlich mit Vorliebe behandelt worden und niemand bezweifelt heute mehr den tiefgreifenden Einfluß, den die Tierwelt auf die Ausgestaltung vieler Pflanzenorgane ausgeübt hat. Gestalt, Farbenpracht und Duft der Blumen, sowie zahlreiche Eigenschaften von Früchten und Samen können nur unter Berücksichtigung der Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren begriffen werden und verdanken der Auslese von Seite dieser ihre gegenwärtige Ausbildung.

Nun ist aber der Einfluß der Tiere auf die Pflanzen nicht nur, wie in den angedeuteten Fällen, fördernd, sondern, und zwar in viel allgemeinerer Weise, schädigend, da es ja das Los der Pflanzen ist, den Tieren zur Nahrung zu dienen.

Es ergiebt sich nun schon von vornherein, daß, wie dort es zur Bildung von allerlei Anlockungsmitteln gekommen ist, hier Schutzeinrichtungen gegen die Angriffe der Tiere entstanden sein müssen, und daß speziell jede einzelne Pflanze mit solchen Schutzmitteln versehen sein muß, durch welche sie in den Stand gesetzt ist, wenn auch nicht den Angriffen, so doch der Vernichtung seitens der sie umgebenden Tierwelt zu widerstehen.

Die zur Abwehr gegen die Angriffe höherer Tiere dienenden Schutzwaffen, wie Stacheln, Dornen, Gifte, unangenehm riechende oder schmeckende Stoffe, deren Bedeutung ohne weiteres klar

ist, sind wohl von jeher in ihrer Bedeutung für die Erhaltung der damit versehenen Pflanzen erkannt worden. Doch ist man, wie mir scheint, bisher geneigt gewesen, solche Fälle gewissermaßen als Ausnahmen zu betrachten, die nur in manchen Florengebieten, z. B. Steppen, Wüsten, mehr in den Vordergrund treten. In der That sind in solchen Gegenden, wo durch die Ungunst der Verhältnisse die Entwickelung der Vegetation auf relativ kurze Zeiträume beschränkt ist, auffällige Schutzwaffen an viel zahlreicheren Pflanzen und meist in stärkerer Ausbildung vorhanden, als in Gegenden mit üppigerem Pflanzenwuchs, wo den Tieren, auch während der ungünstigen Jahreszeit, noch immer eine reiche Auswahl von Futterpflanzen zur Verfügung steht. In unserer mitteleuropäischen Flora ist die Zahl der Pflanzen mit sehr auffälligen Schutzmitteln eine ziemlich beschränkte, und die schönsten Beispiele von Schutzwaffen, die gewöhnlich angeführt werden, beziehen sich denn auch fast ausschließlich auf ausländische Gewächse und bei diesen wieder auf Verteidigungseinrichtungen, durch welche den Angriffen seitens größerer Tiere, Nager, Wiederkäuer u. s. w., entgegengearbeitet wird. Bei den letzteren dürfen wir nun keineswegs stehen bleiben, wenn wir nicht ein durchaus unvollkommenes Bild von den Schutzeinrichtungen einer gegebenen Pflanze gewinnen wollen. Die meisten einheimischen Gräser und Papilionaceen würde man von diesem Standpunkte aus als schutzlos betrachten, während sie doch, wie später gezeigt werden soll, gegen andere Tiere energische Schutzmittel besitzen, die nicht von geringerer Wichtigkeit als die auffälligen Stachel- und Dornbildungen sind, deren Bedeutung aber erst durch eine genauere Untersuchung erschlossen werden kann. Überhaupt hat sich bei einer eingehenderen Untersuchung bald herausgestellt, daß von allen untersuchten wildwachsenden Pflanzen auch die scheinbar wehrlosesten Schutzmittel gegen die Angriffe gewisser Tiere besitzen. Die meisten dieser Schutzmittel gewähren keinen absoluten, sondern nur relativen Schutz, wie es denn auch wohl keine einzige Pflanze giebt, welche der Tierwelt nicht ihren Tribut zu zahlen hätte.

Unsere gewöhnliche Wolfsmilchpflanze (Euphorbia cyparissias) wird von den Wiederkäuern, Nagern, Schnecken, Heuschrecken und den meisten andern Tieren gemieden, während die Raupe des Wolfsmilchschwärmers (Sphinx euphorbiae) sich von dieser Pflanze und einigen nahe verwandten mit Ausschluß aller andern ernährt. Den zuerst genannten Tieren gegenüber wirkt also der giftige Milchsaft als energisches Schutzmittel,

während er nicht nur unvermögend ist, die Raupen des Schwärmers fernzuhalten, sondern geradezu ein notwendiges Ingredienz ihrer Nahrung ausmacht. Hier haben wir es mit der besonders bei den Insekten so sehr verbreiteten Erscheinung zu thun, welche wir mit OTTO KUNTZE als gegenteilige oder reciproke Anpassung (ERRERA's contre — adaptation) bezeichnen wollen. Aus den erwähnten und anderen ähnlichen Thatsachen schließen zu wollen, daß der Milchsaft nicht als Schutzmittel aufgefaßt werden könne, wäre offenbar durchaus verfehlt, da er gegen die Angriffe vieler andern Tiere absoluten oder doch relativen Schutz gewährt, so daß die Pflanze ohne ihr giftiges Sekret sicher nicht existenzfähig wäre.

Dergleichen Erwägungen darf man nie aus dem Auge verlieren, wenn man die Bedeutung gewisser äußerer oder innerer Schutzmittel gehörig würdigen will. Ich kann mich daher auch nicht mit den Ausführungen von HABERLANDT [1]) einverstanden erklären, welcher wohl zugiebt, daß in einzelnen Fällen das Sekret von Hautdrüsen als Schutzmittel gegen aufkriechende Schnecken und Insekten anzusehen sei, doch sich dagegen verwahrt, dass man in solchen Sekreten vor allem oder ausschließlich bloß Schutzmittel gegen die Angriffe verschiedener Tiere oder vielleicht auch Schmarotzerpflanzen erblicken wolle. Als Beispiel, welches gegen die von ihm bekämpfte Ansicht sprechen soll, führt HABERLANDT die Vertreter der Gattung Thymus an, welche trotz ihrer würzigen und bitteren Sekrete doch von zahlreichen Tieren aus der Klasse der Insekten heimgesucht werden. Es liegt mir fern zu behaupten, das das Drüsensekret von Thymus serpyllum nur die Funktion eines Schutzmittels gegen die Angriffe gewisser Tiere habe; denn es kann dasselbe vielleicht, was allerdings noch zu beweisen ist, nach TYNDALL bei der Wärmeaufnahme und Wärmeabgabe von Bedeutung sein. Eins ist aber sicher, daß nämlich durch das Sekret viele omnivore Tiere von dieser Pflanze abgehalten werden, welche ohne diesen Schutz wohl bald aus unserer Flora verschwunden sein dürfte [2]). Unsere Eichenarten haben eine Unmasse von Feinden, namentlich aus der Klasse der Insekten, welche zum Teil ausschließlich auf die betreffenden Baumarten angewiesen sind. Können wir daraus schließen, daß der hohe Gerbstoffgehalt sämtlicher Teile dieser Bäume nur eine unter-

1) Physiologische Pflanzenanatomie, S. 325.
2) Siehe hierüber auch OTTO KUNTZE, l. c., p. 47.

geordnete Bedeutung als Schutzmittel habe? Denken wir uns die Eichenschößlinge ihres Gerbstoffgehalts beraubt, so würden allerdings die zahlreichen Feinde aus der Klasse der Insekten, welche gerade auf eine gerbstoffreiche Nahrung angewiesen sind, wegfallen; anderseits würden aber andre Tiere, Hasen, Rehe u. s. w., welche jetzt durch den stark astringierenden Geschmack abgehalten werden, sich über die Eichen hermachen und sie in kurzer Zeit vernichten. Hasen und Rehe brächten in kurzer Zeit fertig, was Hunderten von Insektenarten nicht gelingt. Einen Feind mehr oder einen weniger zu haben, kann, selbst wenn dieser Feind noch so klein sein sollte, für eine Pflanzenart von der größten Bedeutung sein, ja sogar über das Aussterben oder das Bestehen derselben die Entscheidung herbeiführen. Ich erinnere hier bloß an die gegenwärtige, allerdings eine bei uns nicht einheimische Pflanze betreffende, Reblauskalamität, welche uns zugleich lehrt, durch welche scheinbar geringen Unterschiede in der Structur und Regenerationsfähigkeit Erhaltung oder Untergang von Pflanzenarten — widerstandsfähige und nicht widerstandsfähige Vitisarten — bedingt sein können.

Es liegt nicht in meiner Absicht, eine Übersicht der sehr zerstreuten Litteratur über die hier behandelten Fragen zu geben. Nur auf einige wenige neuere Werke, auf welche im Lauf dieser Abhandlung noch zurückzukommen sein wird und in welchen auch weitere Litteraturnachweise zu finden sind, mag hier kurz hingewiesen sein. Zunächst ist zu nennen KERNER's bekannte, ausgezeichnete Schrift: Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Wien 1876, in welcher sich auch einige Angaben über die Schutzmittel der Vegetationsorgane der Pflanzen befinden; ferner der vor kurzem erschienene erste Band des Pflanzenlebens desselben Verfassers, in welchem eine Anzahl von Verteidigungsmitteln der Pflanzen namentlich gegen höhere Tiere abgebildet und in anschaulicher Weise beschrieben sind.

Eine Fülle von Beobachtungen und Hypothesen findet man in OTTO KUNTZE's Zusammenstellung der Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst[1]). BATTANDIER bespricht in einem kleinen Aufsatze Considérations sur les plantes herbacées de la flore estivale d'Alger[2])

---

1) Supplementheft zur Botanischen Zeitung 1877.
2) Bulletin de l'association scientifique Algérienne. Alger, 1880.

die in der dürren Zeit blühenden Pflanzen und zählt die Eigenschaften auf, durch welche sie befähigt sind den Angriffen der Tierwelt zu widerstehen. In einem die Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze[1]) betitelten Aufsatz betont W. O. Focke, ohne experimentelle Begründung, die Wichtigkeit gewisser Exkrete gegen die Angriffe von Pilzen und Tieren.

In der neuesten Zeit hat endlich Errera (L'efficacité des structures défensives des plantes. Comptes rendus de la soc. de bot. de Belgique 1886) in einem kleinen Schriftchen seine Landsleute auf die bei solchen Untersuchungen anzuwendenden Methoden hingewiesen und bald darauf im Verein mit zwei Mitarbeitern[2]) Angaben über den Sitz der Alkaloide bei verschiedenen Pflanzen mitgeteilt. Auf beide Schriften, von denen die erste einige weitere Litteraturangaben enthält, wird noch zurückzukommen sein.

Aus der nicht geringen Zahl von Arbeiten auf dem uns hier beschäftigenden Gebiet der Biologie[3]) sind bisher nur wenig Ergebnisse in den Lehrschatz der Botanik übergegangen. Die meisten Handbücher und Lehrbücher sehen die bisher erhaltenen Resultate entweder als selbstverständlich an oder lassen sie, mit wenigen Ausnahmen, als auf zu unsicherer Basis beruhend, völlig unberücksichtigt. In der That beruhen die Veröffentlichungen auf diesem Gebiet, wie Errera treffend hervorgehoben hat, nur zum Teil auf sorgfältigen Beobachtungen, viel öfter aber bloß auf gelegentlichen Wahrnehmungen oder Vermutungen. Von sorgfältigen Experimenten, vergleichenden Fütterungsversuchen ist bis jetzt nur sehr wenig vorhanden, obwohl kaum hervorgehoben zu werden braucht, daß eine befriedigende Behandlung der angeregten Fragen, mit Ausnahme der allereinfachsten, nur in dieser Weise erreicht werden kann. Der Versuch, dieses Wissensgebiet weiter zu fördern, ist in der vorliegenden Abhandlung gemacht worden. So lückenhaft die Resultate bis jetzt auch noch sind, so glaube ich doch, daß dieselben einiges Licht auf weit voneinander ent-

---

1) Kosmos, Bd. X, Stuttgart, 1881—1882.

2) Errera, Maistriau et Clautriau. Premières recherches sur la localisation et signification des alcaloïdes. Bruxelles 1887. Journal de la soc. roy. des scienc. médic. et naturelles.

3) Die ziemlich reiche Litteratur über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen sei hier bloß anhangsweise erwähnt unter Hinweis auf die vor kurzem erschienene Publikation von Schimper: Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

fernte Gebiete der Botanik zu werfen imstande sind. Begonnen wurde die Arbeit in dem rein biologischen Interesse zu zeigen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen, auch die anscheinend wehrlosesten vor dem Untergang durch Zerstörung seitens der sie umgebenden Tierwelt gesichert sind. Dabei stellte sich aber heraus, daß manche anatomische Thatsachen auf Grund der gewonnenen Erfahrungen und Anschauungen in einem ganz andern Licht erscheinen als bisher, und daß ferner die biologische Bedeutung gewisser Exkrete, ihr Vorkommen in gewissen Pflanzen, ihr Fehlen in andern, ihre Verteilung auf dem Querschnitt der Organe, ferner das Vikariieren chemisch oft sehr unähnlicher Stoffe und andere ähnliche Fragen durch dergleichen Untersuchungen unserem Verständnis bedeutend näher gerückt werden können.

Sorgfältige Beobachtungen im Freien und dadurch angeregte Fütterungsversuche im geschlossenen Raume, geben uns Aufschluß darüber, ob eine Pflanze gegen eine gegebene Tierart geschützt ist oder nicht.

Die Beobachtungen im Freien werden selbstverständlich, je nach dem Hungergrad der Tiere, sehr verschieden ausfallen. In der guten Jahreszeit, wo Futter in Fülle vorhanden ist, machen sich Hasen, Kaninchen, Rehe nur an wenige ihnen besonders zusagende Pflanzen heran und lassen die Mehrzahl der andern unangetastet, welche letztere wir denn auch als geschützt betrachten müssen. Ganz anders aber das Verhalten der Tiere im Winter, wenn eine geschlossene Schneedecke ihnen den Zutritt zu ihren gewöhnlichen Futterpflanzen erschwert. Unter solchen Umständen wird alles benagt, was nur einigermaßen genießbar ist, selbst solche Gewächse, die sonst ganz unberührt bleiben und die bei reichlicherem Genuß den Tod herbeiführen können. Zwischen den Pflanzen, die nur in der höchsten Not angegangen werden und denjenigen, welche die bevorzugte Nahrung einer gegebenen Tierart bilden, giebt es nun zahlreiche Übergangsstufen, die ebensoviele Grade des Schutzes bedeuten.

Die Erfahrungen und Aussagen der Landwirte über den Futterwert der Pflanzen können wir hier nur mit großer Vorsicht benutzen. Manche Pflanzen, welche den Landwirten als gute oder doch ziemlich gute Futterpflanzen gelten und von den Haustieren, mit andern Kräutern gemischt, im frischen oder doch im

trockenen Zustande willig und vielleicht mit Profit gefressen werden, bleiben im Freien, wo die Tiere besser eine Auswahl treffen können, verschont. So wird z. B. die als Milchfutter vielseitig gerühmte Alchemilla vulgaris von den Rindern verschmäht. In Bauerndörfern des Frankenwaldes, wo diese Pflanze massenhaft auf begrasten Flächen und Abhängen wächst, wird sie von den Rindern und Schafen nicht angegangen und bildet große, üppige Stöcke, die hoch aus dem übrigen, glatt abgeweideten Rasen hervorragen. Ganz dieselben Beobachtungen habe ich in den Alpen gemacht. In der Nähe der Sennhütten bleibt die gerbstoffreiche Alchemilla mit einigen wenigen andern Pflanzen völlig unangetastet. Andre Pflanzen, welche dem Heu einen angenehmen Geruch verleihen, und von welchen angenommen wird, daß sie anregend auf die Verdauung der Tiere wirken, bleiben auf den Triften meist unberührt. So Thymus serpyllum, Origanum vulgare, Menthaarten und viele andre.

Aus den mitgeteilten Angaben, denen sich noch viele andre zufügen ließen, geht hervor, daß viele Pflanzen, deren Futterwert bei Stallfütterung anerkannt ist, in der freien Natur verschmäht werden wegen gewisser den Tieren unangenehmen Eigenschaften.

Ist einmal durch Versuche festgestellt, daß eine Tierart eine Pflanze oder einen Pflanzenteil gar nicht oder nur ungern verzehrt, so tritt die weitere Frage heran, warum dies der Fall ist. Wenn es einerseits leicht ist, im Vorhandensein gewisser äußerer Struktureigentümlichkeiten, wie Stacheln, Dornen, Borstenhaare, Brennhaare u. s. w. den Grund der Verschonung zu erkennen, so ist es dagegen meist schwer mit Bestimmtheit festzustellen, durch welche Inhaltsbestandteile der Schutz bewirkt wird bei Pflanzen, die in ihrem Innern oft nebeneinander verschiedenerlei Substanzen führen, für welche jede einzelne die Annahme nahe liegt, daß auf ihre Gegenwart allein schon die Abneigung der Tiere zurückzuführen sein kann. Ich habe diese Fehlerquellen zu verringern versucht durch Auswahl geeigneter Pflanzen oder Pflanzenteile. In einigen Fällen wurden zur Gegenprobe Versuche mit den chemisch reinen Substanzen ausgeführt.

Wenn durch Beobachtungen im Freien und Fütterungsversuche festgestellt worden ist, daß eine gegebene Pflanze von gewissen Tieren oder Tiergruppen mehr oder weniger verschont bleibt und es zugleich gelungen ist nachzuweisen, auf welche Strukturverhältnisse oder Inhaltsbestandteile dies zurückgeführt werden muß, so ist man berechtigt, diese letztern als Schutzmittel gegen die betreffenden Tiere zu bezeichnen: ein kurzer Ausdruck für bestimmte Beziehungen zwischen Tier und Pflanze. Mehr giebt uns die direkte Beobachtung nicht. Suchen wir aber uns eine Vorstellung über die Entstehung und Ausbildung der Schutzmittel zu bilden, so stehen hier zwei Alternativen offen.

Entweder nimmt man an, daß die erwähnten Einrichtungen — Dornen, Stacheln, Borstenhaare oder Anhäufung von Gerbstoff, ätherischen Oelen u. s. w. — ganz unabhängig von der die Pflanzen umgebenden Tierwelt zur Ausbildung gelangt sind, und betrachtet das Verschontbleiben der damit behafteten Pflanzen bloß als eine zufällige Begleiterscheinung oder aber man sieht in den erwähnten Einrichtungen Züchtungsprodukte der die Pflanzen umgebenden Tierwelt. Nach der ersten Voraussetzung würde, um bloß ein extremes Beispiel zu citieren, die südafrikanische Flora auch dann ihre dornigen, drüsigen, bitterschmeckenden Pflanzen haben, wenn die dortige reiche Schaar pflanzenfressender Tiere nicht existierte oder niemals existiert hätte.

Dieser Ansicht huldigte zum Teil noch GRISEBACH. Obwohl er an einer Stelle seines Werkes [1]) bei Besprechung der dornigen Acaciaarten zugiebt, daß die Dornen, welche LINNÉ als die Waffen der Pflanzen bezeichnet hat, dort „wo sie wie hier gebildet sind, dazu beitragen müssen, die weidenden Tiere abzuhalten", so führt er doch an verschiedenen Stellen seines Werkes die Dornsträucher in unmittelbarem Anschluß an die Sträucher der „Spartiumformation" an [2]) und sieht in beiden Formen direkte Anpassungen des Organismus an ein trockenes Klima. Allerdings kommen die Gewächse beider Kategorieen sehr häufig in großer Artenzahl in wasserarmen Gegenden vor, so daß man berechtigt ist, anzunehmen, daß ein kausaler Zusammenhang zwischen den trockenen Klimaten und den erwähnton Pflanzenformen existiert. In dem einen Fall, bei den Sträuchern der Spartiumform, ist

---

1) Vegetation der Erde. Bd. II, S. 165.
2) Bd. I, S. 443.

aber die Anpassung der Vegetationsorgane an das trockene Klima eine direkte, in dem andern ist sie indirekt, durch Vermittelung der Tierwelt zu Stande gekommen.

Bei den Pflanzen der ersteren Gruppe sind die Blätter klein und häufig sehr vergänglich, das Assimilationsgewebe in der Peripherie der Axen angeordnet, die transpirierende Oberfläche gegenüber großblätterigen Sträuchern bedeutend reduziert. Bei den Dornsträuchern und dorntragenden Pflanzen überhaupt findet nun allerdings auch, wie GRISEBACH (Bd. I, S. 443) hervorhebt, eine Oberflächenverminderung gewisser Teile statt, die aber ganz andrer Art ist als bei den assimilationsfähigen Stengeln der Spartiumsträucher, da in den Dornen das Assimilationsgewebe oft gar nicht zur Ausbildung kommt. Man darf daher nicht, wie GRISEBACH es gethan hat, die Dornbildung als eine Organisation betrachten, „die der Verdunstung Widerstand zu leisten strebt", denn für die Pflanze wäre durch derartige Bildungen gar nichts gewonnen, sondern durch die Metamorphose von Stengeln, Blättern oder Nebenblättern zu Dornen sind den Pflanzen Wehrorgane erwachsen, durch welche sie vor der Zerstörung seitens der reichen, mühsam sich ernährenden, Tierscharen geschützt sind.

MARLOTH[1]), welcher die GRISEBACHsche Ansicht bekämpft hat, führt als besonders instruktives Beispiel das Verhalten einiger südafrikanischen Acaciaarten an. Bei A. horrida und A. Giraffae finden sich die längsten und kräftigsten Dornen immer an den jüngsten Exemplaren oder an den jungen Wurzeltrieben, während die älteren Zweige größerer Bäume und Sträucher nur kürzere Dornen führen oder dieselben aufgeben.

Der Grund des verschiedenen Verhaltens, sagt MARLOTH, ist klar, wenn man die Dornen eben nur als Schutzmittel der Gewächse auffaßt. Die jüngeren und unteren Zweige müssen so gut als irgend möglich bewehrt sein, die älteren aber, welche den meisten weidenden Tieren nicht mehr erreichbar sind, bedürfen des Schutzes nicht.

Die große Mehrzahl der heutigen Naturforscher wird wohl der Ansicht beipflichten, daß die Ausbildung der als Schutzmittel wirksamen Einrichtungen in kausalem Zusammenhang mit der Einwirkung der Tierwelt auf die Pflanzen stehe, und die Stacheln, Dornen, Borsten, Brennhaare in ihrer jetzigen Ausbildung als

1) MARLOTH, R., Das südöstliche Kalahari-Gebiet. Engler's Bot. Jahrbücher, Bd. VIII, 1887.

Züchtungsprodukte der jetzt oder früher existierenden Tierwelt betrachten.

Nicht anders wie bei diesen in ihrer Bedeutung ohne weiteres erkennbaren Schutzwaffen liegt es nun meines Erachtens bei den Schutzmitteln, die ich weiter unten als chemische bezeichnen werde. Hier ist vor allem der Einwendung entgegenzusehen, daß Substanzen wie die Gerbstoffe, Bitterstoffe, ätherischen Öle, Alcaloide u. s. w. Körper sind, über deren Rolle im Chemismus der Pflanze uns noch so viel wie nichts bekannt ist, die aber als notwendige Glieder des Stoffwechsels auch dann vorhanden wären, wenn es gar keine Tiere gäbe. Daß sie notwendige Glieder des Stoffwechsels sind, soll und kann nicht bestritten werden, und ebenso wenig, daß sie schon in der Pflanze vorhanden sein mußten, ehe sie ein Objekt der Zuchtwahl seitens der pflanzenfressenden Tiere werden konnten. Ihre gegenwärtige quantitative Entwickelung, ihre Verteilung in den Pflanzenorganen, die häufig bevorzugte peripherische Lagerung, besonders aber ihr frühzeitiges Erscheinen, können allein aus der Einwirkung der die Pflanzen umgebenden Tierwelt begriffen werden. Aber noch mehr, es kann selbst der Gedanke, daß die Qualität der Exkrete in Bezug auf Geruch, Geschmack, Giftigkeit und folglich auch chemische Zusammensetzung, durch die auslesende Thätigkeit der Tierwelt beeinflußt werden muß, nicht von vornherein zurückgewiesen werden, da ja Variabilität der Pflanze ebensowohl in Bezug auf die Vorgänge des Stoffwechsels als auf die der Gestaltung angenommen werden darf. Ebenso gut wie der Mensch aus den unansehnlichen, wenig schmackhaften, wilden Obstsorten — ich erinnere hier bloß an die Birnen — eine Unzahl von feinen, verschieden duftenden Früchten gezüchtet hat, deren arombildende Bestandteile jedenfalls verschiedene chemische Zusammensetzung haben, ebenso gut, darf man annehmen, ist durch die auslesende Thätigkeit pflanzenfressender Tiere eine Steigerung der Eigenschaften der diesen unangenehmen oder schädlichen Inhaltsbestandteile der Pflanzen bewirkt worden. Nach dieser Auffassung sind also nicht nur viele äußere und innere Struktur-Eigentümlichkeiten der Vegetationsorgane der Pflanzen, sondern auch viele Erscheinungen des Stoffwechsels auf die Beeinflussung seitens der Tierwelt zurückzuführen. Die Pflanze, wie sie leibt und lebt, ist ein Produkt ihrer inneren Gestaltungskräfte und der auf sie einwirkenden äußeren Einflüsse, nicht nur der sie umgebenden anorganischen Natur, sondern auch der orga-

nischen Welt [1]). Stark wird sich der Einfluss speziell der Tierwelt hervorthun in Bezug auf die uns hier beschäftigenden Vegetationsorgane in Ländern mit dürftigem Pflanzenwuchs und relativ reicher Tierwelt (Steppen, Wüsten); schwächer, oder besser gesagt, weniger deutlich hervortreten wird er in Gegenden mit durch die klimatischen Verhältnisse begünstigtem Pflanzenwuchs.

Unsre einheimischen Pflanzen sind den Ansprüchen der einheimischen Tierwelt gewachsen, sie vermögen die ihnen von den Tieren verursachten Verluste zu ersetzen. Wer dies nicht kann oder nicht konnte, ist oder war dem Untergang geweiht. Versetzen wir in Gedanken eine unsrer besseren Futterpflanzen in eine afrikanische Steppe oder Wüste, so unterliegt es keinem Zweifel, daß dieselbe, selbst wenn sie im Stande wäre das dortige Klima zu ertragen, binnen kurzem verschwinden würde, da die Schutzmittel, welche gegen unsre mehr verwöhnte Tierwelt ausreichend sind, dort nicht mehr genügen, um sie vor dem Untergang zu bewahren [2]).

Der umgekehrte Versuch — Versetzung einer den Pflanzen gefährlichen Tierart in Gegenden, welche dieselbe nicht kannten — ist leider schon wiederholt in großem Maßstabe durchgeführt worden. Bekannt ist der geradezu vernichtende Einfluß von Ziegen und Kaninchen auf die Flora gewisser Eilande. So ist das Verschwinden der so eigentümlichen ursprünglichen Vegetation von St. Helena durch die dort eingeführten Ziegen eingeleitet [3]) und erst später durch die Einführung andrer, für den Kampf ums Dasein besser ausgestatteter Gewächse vollzogen worden. Das vergleichende Studium der Florenbestandteile von Kontinenten und benachbarter, aber seit alter Zeit davon getrennter Inseln wird, in Bezug auf die ungleiche Ausrüstung verwandter Formen mit Schutzmitteln, manches interessante Ergebnis zu Tage fördern. Ohne Zweifel wird man auf solchen Inseln Formen finden, die analog den jetzt ausgestorbenen Riesenvögeln nur Dank dem Mangel an gewissen Tiergruppen ihre eigentümliche Organisation annehmen konnten. Gewächse, wie die mildsaftige Euphorbia balsamifera, die saftigen, rosettentragenden Echiumarten und noch

1) cf. Sachs. Vorlesungen, 2. Auflage, und Schimper. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena, 1888.

2) Vgl. Schimper l. c. p. 11.

3) Grisebach l. c. Bd. II, S. 520.

manche andre eigentümliche Bewohner der Canarischen Inseln, hätten sich auf dem benachbarten, tierreichen afrikanischen Kontinent unmöglich entfalten können, selbst wenn sie dort dieselben klimatischen Bedingungen gefunden hätten.

I. Wahl der Versuchstiere.

Die Aufgabe, welche ich mir gestellt habe, durch Fütterungsversuche festzustellen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen vor der Zerstörung seitens der Tiere verschont bleiben, konnte aus nahe liegenden Gründen nur auf eine verhältnismäßig geringe Zahl von Pflanzen ausgedehnt werden. Vor allem auch handelte es sich darum, eine geeignete Auswahl unter den zu verwendenden Tieren zu treffen.

Stellt man sich die Frage, gegen welche Tiere die Pflanzen — und ich denke hier zunächst an unsre einheimischen Kräuter, Stauden, Sträucher und Bäume — ganz besonders mit Schutzmitteln versehen sein müssen, so denkt man zunächst an Tiere, die wie die Wiederkäuer und Nager durch ihre Größe oder wie gewisse Insekten durch ihr massenhaftes Auftreten imstande sind, in kurzer Zeit grosse Mengen von Pflanzensubstanz zu zerstören.

Die pflanzenfressenden Säugetiere habe ich nur nebenbei berücksichtigt, weil die Schutzmittel, durch welche viele Pflanzen gegen deren Angriffe geschützt sind, relativ am genauesten bekannt sind und ich nicht in der Lage war größere Versuchsreihen ausführen zu können.

Die augenfälligsten Verwüstungen werden in unseren Gegenden durch Insekten und deren Larven verursacht. Kulturpflanzen und wilde Gewächse werden nicht selten durch sie aufs ärgste geschädigt, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Vertreter dieser Tierklasse für sich allein mehr Pflanzensubstanz zerstören als alle anderen Tiere zusammen. Trotzdem glaube ich nicht, daß die Herbeiziehung dieser Tiergruppe am meisten geeignet sein dürfte, unser Verständnis der Schutzmittel der einheimischen Pflanzen zu fördern. In der That sind die Vegetationsorgane der Pflanzen meist schutzlos den Angriffen ihrer zahlreichen Feinde aus der Insektenklasse preisgegeben. Weder mechanische noch chemische Eigenschaften der Pflanzenteile sind imstande, der Zerstörung Einhalt zu thun, und gerade Erscheinungen dieser Art sind es,

welche HABERLANDT ins Feld führt, wenn er die angebliche Nutzlosigkeit gewisser Schutzmittel (siehe weiter oben S. 3) beleuchten will.

Alle die von ihm angeführten Tiere gehören zu der biologischen Tiergruppe, die wir als Spezialisten bezeichnen wollen, weil sie auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluß aller andern vorwiegend, häufig auch ausschließlich, heimsuchen. Bei diesen Tieren mit reciproker Anpassung sind die Schutzmittel gegen omnivore Tiere nicht nur wirkungslos, sondern, wie weiter unten für einzelne Fälle gezeigt werden soll, geradezu Bedingung für die Annahme der Pflanzenteile, in welchen sie vorkommen. So auffällig auch die durch Spezialisten aus der Klasse der Insekten hervorgerufenen Verwüstungen sind, so führen sie doch nur selten zur Vernichtung ihrer Nährpflanzen. Bei Spezialisten, die auf eine einzige Nährpflanze angewiesen sind, würde ja der Untergang der Nährpflanze das Aussterben der Tierspezies mit sich ziehen. In solchen Fällen tritt von selbst, aus leicht einzusehenden Gründen, eine Regulierung des Verhältnisses zwischen Tier und Pflanze ein. Übrigens treten diese Tiere sowohl in räumlicher als in zeitlicher Beziehung nur sporadisch in großen Mengen auf, und gewöhnlich ist die Zeit, während welcher sie ihr Zerstörungswerk vollziehen, von relativ kurzer Dauer, so daß wenn, wie es häufig der Fall ist, die Fresszeit der Tiere in den Frühling fällt, die stark heimgesuchten Pflanzen nachher noch Zeit finden, ihre Verluste wenigstens teilweise zu ersetzen.

Die vorstehenden Auseinandersetzungen gestatten uns bei unserer Fragestellung wenigstens vorläufig die Spezialisten außer Betracht zu lassen, oder doch nur nebenbei zu berücksichtigen. So wichtig aber anderseits die Herbeiziehung gewisser omnivorer Insekten (z. B. Engerlinge und andere Käferlarven, Heuschrecken u. s. w.) für diese Untersuchungen gewesen wäre, so mußte doch auf ausgedehntere Versuche mit solchen Tieren einstweilen verzichtet werden, weil eine ganz andere Tiergruppe sich schon nach wenigen Vorversuchen als die wichtigste herausgestellt und in Folge dessen alle Aufmerksamkeit in Anspruch genommen hat. Es sind dies die sowohl von dem Landwirth als von dem Gärtner so sehr und mit Recht gefürchteten Schnecken.

Die viele Zeit und Arbeit, welche auf das Verhalten dieser Tiere verwendet worden ist, glaube ich nicht ganz unnütz vergeudet zu haben. Man wird mir vielleicht einwenden, daß ich

bei der Behandlung dieser Fragen zu einseitig vorgegangen bin, ein Vorwurf, den ich gerne auf mich nehme, da mir dessen Richtigkeit bewußt ist. Aber da einmal ein ernster Anfang auf diesem Gebiet gemacht werden mußte, so sah ich einstweilen keinen anderen Ausweg, als eine Tiergruppe zu den Versuchen heranzuziehen, und es scheint mir, daß gerade, für unsre Gegenden wenigstens, die Schnecken[1]) geeignet sind, als Ausgangspunkt für ein weiteres Vorwärtsdringen auf diesem noch zu wenig durchforschten Gebiet zu dienen. Viele der bei der Beobachtung der Schnecken als Schutzmittel erkannten Einrichtungen werden sich mit mehr oder weniger großen Einschränkungen auch als Schutzmittel gegen andere omnivore Tiere herausstellen. Eine Anzahl von Versuchen in dieser Richtung sind den mit Schnecken ausgeführten Experimenten angereiht worden.

Viele Schneckenarten verlassen ihre Schlupfwinkel nach dem ersten warmen Frühlingsregen und beginnen sofort ihr Zerstörungswerk, welches sich auf die verschiedensten Pflanzen erstreckt und bis in den Herbst hinein fortdauert. Auch dann wenn viele unserer Landschnecken sich bereits wieder in ihre Schlupfwinkel verkrochen haben, setzen andere Arten z. B. Limax agrestis, Arion hortensis, sowie einige kleine Helixarten ihre Thätigkeit bis tief in den Winter hinein und in milden Wintern die ganze kalte Jahreszeit hindurch fort.

Zu den Fütterungs-Versuchen wurden vorwiegend einige der in der Umgegend von Jena durch ihre Größe oder Häufigkeit hervortretende Arten gewählt. Es sind dies folgende Spezies.

Nacktschnecken: Arion empiricorum, A. hortensis, A. subfuscus. Limax agrestis, L. cereus, L. maximus (cinereo-niger).

Gehäuseschnecken: Helix pomatia, H. hortensis, H. nemoralis, H. arbustorum, H. fruticum.

II. Einteilung der Schnecken in Omnivoren und Spezialisten.

Von grosser Wichtigkeit für unsere Untersuchungen ist die Einteilung der Schnecken in Omnivoren und Spezialisten.

1) Herrn Dr. Wiegmann in Jena, welcher die Güte gehabt hat, mir bei meinen Untersuchungen mit seinem Rat beizustehen und mich auf manche Eigentümlichkeiten der Schnecken aufmerksam gemacht hat, spreche ich hier meinen verbindlichsten Dank aus.

Von den aufgezählten Arten sind Spezialisten: Limax maximus, L. cereus und Arion subfuscus, welche sich hauptsächlich von Pilzen ernähren; alle andern sind omnivor. Die omnivoren Schnecken fressen mit Vorliebe süße Pflanzenteile, Früchte, Wurzeln, z. B. besonders gern die der Möhre (Daucus carota); auch Fleischkost wird von Limax agrestis und Arion empiricorum gern genossen, wie denn bei unpassender Kost diese Tiere gern übereinander herfallen, um sich gegenseitig zu zerfleischen, was ich bei den Helixarten nie beobachtet habe. Da sämtliche omnivoren Arten in der Natur nur selten die ihnen zusagende Nahrung finden, so machen sie sich, durch die Not gedrungen, an die verschiedensten Pflanzen heran, die ihnen aus diesen oder jenen Gründen nicht sympathisch sind. Von solchen Pflanzen oder Pflanzenteilen werden dann immer nur geringe Mengen aufgenommen, kleine Bruchteile der Massen, die sie von zusagenden Speisen vertilgen. Ganz anders als die omnivoren Schnecken, welche alle Pflanzenteile verzehren, welche weder zu hart, noch durch besondere Geschmackseigenschaften ausgezeichnet sind, verhalten sich die Spezialisten, von denen ich besonders den grossen Limax maximus genauer untersucht habe. Diese Schnecke[1]), obwohl sie sich in der

1) Das Vorhandensein des Geruchssinnes bei Landschnecken wird, obwohl es namentlich von Moquin-Tandon (Annales des scienc. nat. Zool. 1851, XV) durch verschiedene Versuche erwiesen worden ist, auch heute noch von manchen Zoologen angezweifelt. Es mag daher gestattet sein, hier einige Beobachtungen einzuschalten, welche zeigen, dafs diese Tiere durch den Geruchssinn zur Auffindung ihrer Beute gebracht werden.

Wird ein Exemplar von Limax auf eine befeuchtete Tischplatte gelegt und sanft in horizontaler Richtung angehaucht, so wird das Tier, vorausgesetzt dafs die Luftbewegung nicht zu stark ist, nicht weiter durch das Anhauchen affiziert. Bringt man aber zwischen sich und das Tier einen Fruchtkörper eines Pilzes (z. B. Peziza vesiculosa), so dafs die nach dem Tier hin bewegte Luft über den Pilz streift, so sieht man wie die Schnecke sofort ihr Verhalten ändert. Sie mag z. B. den Kopf vom Experimentator abgewendet haben; bald richtet sie denselben auf um die grofsen Tentakeln hin und her zu bewegen; nicht lange und das Tier wendet den Vorderkörper um und steuert, wenn man weiter bläst, direkt auf den Pilz los. Erst in allernächster Nähe von diesem kommt, wie man leicht beobachten kann, der Gesichtssinn zur Geltung. Wird nämlich, wenn das Tier schon vielleicht nur noch ein Centimeter vom Pilz entfernt ist, nunmehr von der entgegengesetzten Seite, dasselbe über eine

Gefangenschaft auch an andere Pflanzen heranmacht, scheint sich im Freien ausschließlich von Pilzen zu ernähren, denn im Koth aller untersuchten Exemplare fand ich nur mehr oder weniger verdaute Pilzhyphen und unverdaute Pilzsporen, im Juni diejenigen von Peziza macrocalyx, welche in diesem Monat in den Kiefernwäldern der Umgegend Jenas besonders häufig ist. Ebenfalls von Pilzen leben die kleineren Nacktschnecken Arion subfuscus und Limax cereus.

Recht lehrreich und das verschiedene Verhalten von Omnivoren und Spezialisten in anschaulicher Weise erläuternd sind vergleichende Fütterungsversuche, in welchen Schnecken der beiden Gruppen Fragmente von Pilzen vorgelegt wurden, die einen ganz frisch und lebendig, die andern nach vorheriger Behandlung mit Alkohol; diese letzteren Stücke werde ich hier, wie auch in der Folge, immer einfach mit dem Ausdruck ausgelaugt bezeichnen. Die Pflanzen oder Pflanzenteile wurden meist einige Zeit in Alkohol gekocht, darauf an der Luft bis zum Verschwinden jeder Spur des Alkoholgeruchs getrocknet und nachher in Wasser zum Aufquellen gebracht. Bei den Versuchen wurden von jeder Tierart einige Exemplare zusammen in je eine mit einer Glasplatte zugedeckte Krystallisirschale gebracht und von den ausgelaugten und frischen Pilzen gleich große Fragmente hineingelegt.

Versuch.

Versuchstiere: Helix hortensis, fruticum, arbustorum, pomatia, Arion empiricorum, Limax agrestis (alles omnivore Tiere) und Limax maximus (spezialist). Versuchszeit: Juni.

Fütterungsobjekte: frische und ausgelaugte Fragmente von Peziza vesiculosa.

Alle omnivoren Arten fraßen entweder nichts oder nur sehr wenig von dem frischen Pilz, während die ausgelaugten Stücke schon nach kurzer Zeit verschlungen waren. Im Gegen-

---

viel weiter entfernte Peziza angehaucht, so sieht man häufig das Tier noch umkehren und den näher liegenden Gegenstand, den es offenbar noch nicht mit dem Gesichtssinn erkannt hat, für den weiteren zu verlassen, dessen Gegenwart durch den Geruchssinn verraten wird. Erst wenn das Tier in die nächste Nähe des Pilzes gekommen ist, läſst es sich nicht mehr in der angegebenen Weise von seiner Beute weglocken.

satze hierzu fraß Limax maximus die frischen Stücke begierig auf und ließ die ausgelaugten Stücke zunächst ganz unberührt.

Ganz dieselben Resultate ergab eine mit denselben Tierarten durchgeführte Versuchsreihe, in welcher frische und ausgelaugte Fragmente von Morchella esculenta zur Anwendung gekommen waren.

Limax cereus (Oktober) fraß an frischen Hüten von Boletus edulis, Amanita muscaria und Amanita phalloides und ließ gleichzeitig ausgelaugte Stücke derselben Pilze unberührt, während Helix nemoralis bloß die ausgelaugten Fragmente verzehrte. Ganz analoge Resultate ergaben mehrere in den Alpen mit Arion subfuscus ausgeführte Versuche. Die Tiere fraßen begierig die frischen Pilze (Boletusarten) und ließen die ausgelaugten Stücke vorläufig unberührt.

Omnivoren und Spezialisten verhalten sich also den angewendeten Pilzen gegenüber diametral verschieden. Einerseits halten gewisse in Alkohol lösliche Bestandteile die omnivoren Arten vom Genuß der Pilze ab; anderseits bilden ebenfalls in Alkohol lösliche Substanzen ein, wenn auch nicht absolut notwendiges, so doch sehr gesuchtes Ingredienz der Nahrung der Spezialisten. Ob es dieselben chemischen Substanzen sind, welche die omnivoren Schnecken abstoßen, die Spezialisten dagegen anziehen, geht aus dem mitgeteilten Versuche nicht mit Sicherheit hervor, hat aber vieles für sich.

So groß auch die Vorliebe der Spezialisten für Pilze ist, so verschmähen sie doch in der Not nicht mancherlei andere Kost. Verschiedene Pflanzen, seien nun dieselben für die omnivoren Schnecken passende oder unpassende Nahrung, werden von ihnen, allerdings nur in geringen Quantitäten, gefressen.

Viel strenger spezialisiert sind die Raupen vieler Schmetterlinge. Ein jeder, der sich mit der Zucht dieser Tiere befaßt hat, weiß wie außerordentlich empfindlich dieselben in Bezug auf die Qualität ihrer Nahrung sind und daß viele Arten lieber des Hungertodes sterben, als daß sie eine von ihrer Leibspeise verschiedene Nahrung anrührten. Ausgelaugte Triebe von Euphorbia cyparissias sagen der Raupe von Sphinx euphorbiae nicht zu; desgleichen lassen Raupen des Tagpfauenauges (Vanessa io) ausgelaugte Sprosse ihrer Nährpflanze (Urtica dioïca) unberührt. Zerriebene Stengel und Blätter der Brennessel gefallen ihnen schon besser, werden aber auch nur schwach benagt. Die Raupen der in Gespinnsten an den Zweigen von Evonymus

europaea lebenden Hyponomeuta evonymella machen sich erst nach längerem Hungern an die ausgelaugten Blätter ihrer Nährpflanze heran. Desgleichen verschmähen die Raupen von Bombyx chrysorhoea fast vollständig ausgelaugte Blätter der Eiche, einer der Nährpflanzen dieser Tiere. Zerstampfte Blätter werden dagegen gern gefressen, desgleichen auch ausgelaugte Blätter nach vorheriger Durchtränkung mit dem aus frischen Eichenblättern ausgepreßten Saft.

Bei diesen Tieren geht also die Spezialisierung viel weiter als bei den Pilzschnecken, welche, soweit ich beobachtet habe, sich von den verschiedensten eßbaren und giftigen Schwämmen ernähren [1]). Nicht alle Raupen sind übrigens so streng spezialisiert, sondern, wie mir scheint, besonders diejenigen Arten, welche von Pflanzen mit durchaus eigentümlicher Säftebeschaffenheit leben Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß mit der Anpassung an Giftpflanzen wie Euphorbia, Nerium u. s. w. tiefgreifende Änderungen der Organisation verknüpft sind, wodurch diese Tiere die Fähigkeit verloren haben, sich von Pflanzen mit mehr indifferenter Säftebeschaffenheit zu ernähren.

III. Gefrässigkeit der Schnecken.

Obwohl die Gefrässigkeit der Schnecken genügend bekannt ist, dürfte es nicht ohne Interesse sein festzustellen welche Menge von Pflanzensubstanz diese Tiere unter Umständen zu vertilgen vermögen; namentlich ist für uns von Wichtigkeit, das Verhalten frisch draußen eingesammelter Tiere kennen zu lernen und mit demjenigen von in Gefangenschaft ausgehungerten Exemplaren zu vergleichen. Hierbei stellt sich fast immer heraus, daß die omnivoren Arten sich in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustande befinden, selbst dann, wenn ihnen durch feuchte Witterung günstige Bedingungen für die Nahrungsaufnahme geboten gewesen sind. Bekommen solche Tiere eine für sie geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Freßthätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort. Hat man eine Anzahl dieser Tiere im Zimmer, so hört man oft vom Abend bis zum Morgen das Geräusch, welches die mit spitzen Zähnchen besetzte Radula beim Abraspeln der Pflanzenteile verursacht.

---

1) Peziza badia Pers. wird jedoch, wie ich jüngst gefunden habe, nur ungern von Limax maximus gefressen.

Versuche.

Vier frisch eingesammelte Weinbergschnecken fraßen im Zeitraum der ersten 24 Stunden von Kartoffelscheiben 1.6 Gramm pro Stück (circa den 13. Teil des Gewichts des Tieres inklusive Schale) [1]; in den darauffolgenden 24 Stunden nur noch 0,6 Gramm.

Etwas stärkere Tiere fraßen von einer frischen Wurzel von Daucus carota in den ersten 24 Stunden je $1^1/_2$ Gramm pro Kopf; am folgenden Tag nur noch $^3/_4$ Gramm und ebensoviel am dritten Tag.

Exemplare von Helix hortensis verzehrten am ersten Tag ungefähr 1 Dezigramm (Möhrenwurzel, Salatblätter) pro Kopf, ungefähr den 17. Teil ihres Körpergewichts (samt Schale); am darauf folgenden Tag war kaum eine Gewichtsabnahme der Pflanzenteile zu beobachten.

Frisch draußen gelesene Exemplare von Arion empiricorum verschlangen am ersten Tag (in 24 Stunden) je $4^1/_2$ Gramm Kartoffelsubstanz (beinahe den vierten Teil ihres Körpergewichts), am folgenden Tag nur noch 2,6 Gramm.

Zehn Stück der kleinen Ackernacktschnecke (Limax agrestis) vertilgten am ersten Tag von einem jungen Kürbis, welcher in Scheiben geschnitten ihnen dargeboten worden war, 0,15 Gramm pro Stück (beinahe den dritten Teil ihres Körpergewichts); am folgenden Tag nur noch 0,05 und tags darauf noch weniger.

Alle diese Tiere befanden sich also draußen in mehr oder weniger hungrigem Zustande, obwohl sie im Garten, an pflanzenreichen Wiesengräben oder im Walde bei feuchter Witterung und in der guten Jahreszeit aufgelesen worden waren. Nur selten nämlich wird es diesen Tieren im Freien gelingen ihren Hunger vollständig zu stillen, da die wild wachsenden Pflanzen in ihrem Bereich ihnen entweder nicht behagen wegen der Säftebeschaffenheit oder, entgegengesetzten Falles, aus mechanischen Ursachen ihnen schwer zugänglich sind. So wird man denn auch ganz andere Resultate erhalten, wenn man die Schnecken nicht mit mildsaftigen, zarten Teilen von Kulturpflanzen (Möhren, Kartoffeln, Kürbis, Obst, Salat, Kohlblätter u. s. w.), sondern mit Pflanzen ihrer Heimatsstandorte füttert.

---

1) Bei hochgradiger Aushungerung nach dreiwöchentlichem Fasten sah Yung (Contribution à l'histoire physiologique de l'escargot. Brüssel 1887) Weinbergschnecken schon in drei Stunden den achten Teil ihres Körpergewichts an Kohlblättern in sich aufnehmen.

Die Gartenschnecke Helix hortensis sieht man im Sommer bei Regenwetter in Gärten und Hecken mit Vorliebe die Blätter von Corylus benagen. Zehn dieser Tiere, welche in eine Krystallisierschale mit jungen Haselnußzweigen zusammengebracht worden waren, hatten auch nach zwei Tagen nur spärliche Löcher in die Blätter gefressen, so daß kaum eine Gewichtsabnahme zu konstatieren war, während, wie wir gesehen haben, diese Tiere von den ihnen zusagenden Möhrenwurzeln und Salatblättern am ersten Tag ungefähr ein Decigramm pro Stück verzehren. Ähnlich verhält sich den Corylusblättern gegenüber die viel weniger delikate Weinbergsschnecke. Dieses Tier verursacht, wie bekannt, im Frühjahr oft beträchtlichen Schaden in den Weinbergen durch Benagung der jungen Triebe und Blätter. Hieraus aber schließen zu wollen, daß die Blätter und Triebe des Weinstocks, so lange sie jung sind, eine der Helix pomatia besonders zusagende Speise bilden, wäre durchaus verfehlt. In der Gefangenschaft gehen die Tiere an diese Pflanzenteile nur in Ermangelung eines Besseren heran und fressen auch dann nur relativ wenig davon, während sie dieselben Blätter, nach vorheriger Auslaugung mit Alkohol, obwohl sie auch dann noch geschützt sind (siehe Capitel Rhaphiden), in größerem Maßstab verzehren.

Gerade wie mit den Blättern des Weinstocks verhält es sich auch mit den jungen Blättern der Erdbeerpflanzen, welche im Frühjahr oft sehr von der Weinbergschnecke zu leiden haben. Selbst die jüngsten zartesten Blätter dieser Pflanze werden nur notgedrungen von den draußen fast immer hungrigen Tieren angegriffen.

Wenn nun schon Pflanzen, trotzdem sie diesen Tieren wenig behagen, erheblich geschädigt werden können, so leuchtet ohne weiteres ein, daß sie ohne ihre Schutzmittel gegen die Schnecken gar nicht existenzfähig wären. Wenn auch diese Tiere in unseren Ländern nur selten durch ihr massenhaftes Auftreten auffallen, so ist doch nicht zu vergessen, daß sie in ihren zahlreichen Arten über alle Standorte unserer Flora verbreitet und unter günstigen Umständen überall in einzelnen Exemplaren anzutreffen sind.

Yung hat in der Umgegend von Genf in einem Tage auf einer Fläche von einem Quadratkilometer bis 1200 Exemplare von Helix pomatia gesammelt. Ganz außerordentlich häufig ist dieses Tier auch an den Abhängen der Muschelkalkberge der Umgegend Jena's, so daß auf wenig Quadratmetern immer wenigstens ein Exemplar zu finden ist. In welchen Mengen Helix hortensis, Arion

empiricorum und besonders aber Limax agrestis unter Umständen auftreten, ist jedermann bekannt, zugleich auch, daß auf kalkhaltigem Boden die Zahl der Schnecken viel größer ist als auf kalkfreier Unterlage, wo aber immer wenigstens einige Nacktschnecken in großer Individuenzahl auftreten.

Wie in Mitteldeutschland, so verhält es sich im übrigen Mitteleuropa, mit Ausnahme der höheren Gebirge, wo die Schnecken an Individuen- und Artenzahl bedeutend zurücktreten. Einen gewaltigen Reichtum an diesen Tieren bietet das Mittelmeergebiet, wo sie vom Meeresstrand bis zu den Gebirgen hinauf oft in Mengen vorkommen, wovon man bei uns keine Vorstellung hat. In der Nähe von Algier fand ich am Meeresstrand die abgestorbenen Stengel vorjähriger Pflanzen dicht mit Gehäuseschnecken bedeckt. In den Ruinen von Lambesis, am nördlichen Fuß des Auresgebirges bei einer Meereshöhe von circa 1100 Metern, war an einer für solche Tiere allerdings besonders günstigen, an Schlupfwinkeln reichen Stelle eine solche Masse von diesen Tieren vorhanden, daß ich auf einem Quadratmeter über 150 Stück einer Helix von der Größe unserer H. hortensis auflesen konnte. Auch am Rande der Algerischen Sahara bei El Kantara lockte ein warmer Gewitterregen zahlreiche Gehäuseschnecken aus ihren Verstecken hervor.

Nicht anders scheint es in anderen trockenen Gegenden der wärmeren Erdteile zu sein. In New-Sudwales richtet[1]) eine Nacktschnecke manche Gärten gänzlich zu Grunde. Nach DARWIN[2]) sind fast alle und auch die abgelegensten ozeanischen Inseln von Landschnecken bewohnt. Nur in den Tropen scheint ihre Bedeutung gering zu sein, hier treten andere Tiere, namentlich gewisse Ameisen, in den Vordergrund[3]).

In Bezug auf den Mechanismus des Fressens, die Beschaffenheit der Freßwerkzeuge und die Verdauungsvorgänge verweise ich auf die zoologische Litteratur, insbesondere auf die vor Kurzem erschienenen „Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot (Helix pomatia) par EMILE YUNG, Brüssel

---

1) JOHNSTON, G. Einleitung in die Konchyliologie. Herausgegeben von BRONN. Stuttgart, 1853, S. 11.

2) Entstehung der Arten, Kap. XII.

3) Vgl. die soeben erschienene Arbeit von SCHIMPER, wo auch die Litteratur über diesen Gegenstand zu finden ist: Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

1887." In dieser interessanten Abhandlung weist der Verfasser unter anderem auch auf die unvollständige Verdauung bei diesem Tiere hin. Nur ein geringer Teil der aufgenommenen Pflanzenteile wird ausgenutzt; die Zellen und ihre Inhaltsbestandteile sind oft kaum verändert. Die Stärke scheint mir namentlich ganz unverdaut durch die Tiere zu gehen. Selbst wenn man dieselben nur wenige Male eine Kartoffelscheibe abraspeln läßt, so findet man (bei Helix pomatia, Arion empiricorum) die wenigen aufgenommenen im Koth leicht auffindbaren Körner ganz unverändert, ohne Spur von Corrosion, wieder. Wenn hie und da (bei Limax agrestis z. B.) die Schichtung etwas deutlicher geworden ist, so kann dies auf den beim Abraspeln stattfindenden mechanischen Eingriffen seitens der Zähnchen der Radula beruhen [1]).

Bei einer als Arion melanocephalus bezeichneten Jugendform von A. empiricorum, die ich am Inselsberg im Thüringerwald bei 800 M. ü. M. flechtenabweidend an alten Buchenstämmen fand, gingen der größte Teil der Flechten-Gonidien (Parmelia pulverulenta, Lecanora albella), sowie auch freilebende Zellen von Pleurococcus vulgaris, Chroolepus unverdaut durch das Tier. Auch lebende Fragmente von Moosprotonemen und Moosblättern wurden hie und da in den Dejekten dieser Schnecke gefunden.

Weniger auffallend und mit anderen bekannten Erscheinungen übereinstimmend ist die Thatsache, daß Pilzsporen (von Asco- und Basidiomyceten) durch den Darm sowohl der Omnivoren als der Spezialisten hindurchgehen. Die Sporen von Morchella esculenta fand ich massenhaft keimend in den Dejekten verschiedener damit gefütterter Schnecken.

IV. Verhalten der Schnecken im Freien.

Um uns einen Begriff von der Thätigkeit der Schnecken zu bilden und zugleich leitende Gesichtspunkte für die Versuchsanstellung zu gewinnen, ist es zweckmäßig im Freien das Verhalten der Tiere gegenüber der sie umgebenden Pflanzenwelt zu beobachten.

---

1) Nach Yung (l. c.) wird Stärkekleister leicht durch die Darmsekrete von H. pomatia verdaut, weniger leicht (erst nach mehreren Stunden) unveränderte Stärke, welche letztere Angabe allerdings mit den hier mitgeteilten Beobachtungen über die Unverdaulichkeit der Stärke nicht übereinstimmt.

An einem mit verschiedenen Kräutern und Sträuchern bewachsenen lebenden Zaun in der Umgebung Jena's waren am Abend nach einem warmen Regentage gegen Ende April zahlreiche Helices in lebhafter Bewegung und Nahrungsaufnahme begriffen. Genauer beobachtet wurden bloß die daselbst in stattlicher Individuenzahl vorhandenen Arten: Helix hortensis, fruticum, arbustorum, pomatia.

Für die an diesem Standort am häufigsten vorkommende H. hortensis wurde festgestellt, daß auf 18 beim Fressen genauer beobachtete Exemplare nur zwei lebende Pflanzen angegriffen hatten. Das eine benagte ein Blatt von Viola odorata, das andere ein Blatt von Galium aparine. Die übrigen Individuen fraßen an toten vorjährigen Stengeln oder Blättern und an den am Boden umherliegenden, bereits in Verwesung begriffenen männlichen Kätzchen benachbarter Pappeln.

Von acht Exemplaren der weniger häufigen Helix fruticum hatte bloß eins einen lebenden Pflanzenteil — ein junges Grasblatt — angegriffen; alle übrigen nagten an toten Pflanzenteilen.

Von Helix arbustorum fraßen von 18 beobachteten Exemplaren zwei an Chaerophyllum temulum, zwei an Sysimbrium alliaria, je eins an Geum urbanum, Ballota nigra, Aegopodium podagraria und eins an einem noch jungen, eben in Entfaltung begriffenen Gramineenblatt; alle anderen waren an toten Pflanzenteilen beschäftigt.

Diese Tiere nähren sich also hauptsächlich von abgestorbenen Pflanzenteilen und fressen nur hie und da ein frisches Blättchen der in ihrem Bereich wildwachsenden Pflanzen an. So zahlreich die Tiere auch an besagter Stelle vorhanden waren — es hätten ohne Mühe hunderte von Exemplaren in dem etwa 50 Meter langen Zaun aufgelesen werden können, — so war doch die Zahl der angebissenen und durchlöcherten Blätter im Verhältnis zur Zahl der Tiere äußerst gering.

Viel größeren Schaden verursachte dagegen die an dem betreffenden Orte allerdings seltenere Helix pomatia, die ich — genauere Zählungen wurden hier nicht ausgeführt — fast ausschließlich lebende Pflanzenteile zerstören sah: Achillaea millefolium, Galium aparine, Urtica dioica und besonders Chaerophyllum temulum.

Den Pflanzen noch gefährlicher als die Weinbergschnecke sind die beiden Nacktschnecken Limax agrestis und Arion

empiricorum, welche nur eine geringe Anzahl von Pflanzen verschonen.

Die verschieden hohe Empfindlichkeit der erwähnten Schneckenarten gegen die in den Pflanzen enthaltenen Schutzmittel kann durch folgende Versuchsreihe illustriert werden, in welcher von jeder Art mehrere Exemplare zur Verwendung kamen.

Die ausgehungerten Tiere (Helix hortensis, pomatia, Arion empiricorum, Limax agrestis), bekamen junge Blätter folgender Pflanzen, die alle durch scharf ausgeprägten Geschmack ausgezeichnet sind: Allium fistulosum, Rumex scutatus, Euphorbia lathyris, Ranunculus sceleratus, Cochlearia armoracia, Tropaeolum majus, Saxifraga crassifolia (junges Blatt), Gentiana cruciata. Am folgenden Tag wurden die Blätter untersucht und es zeigte sich, daß Limax agrestis die Blätter sämmtlicher Pflanzen, die Saxifraga ausgenommen, mehr oder weniger benagt hatte. Noch weniger empfindlich ist Arion, welcher ebenfalls nur die Saxifraga ganz verschonte. Helix pomatia hatte die Euphorbia am stärksten beschädigt, weniger Tropaeolum; Saxifraga blieb ebenfalls unberührt, die anderen Blätter waren kaum angetastet. In der Krystallisierschale, welche Helix hortensis enthielt, waren nur Tropaeolum und Euphorbia etwas angebissen, alles andere unberührt.

Auf Grund dieser Versuchsergebnisse und anderer Wahrnehmungen können wir für die erwähnten Schnecken folgende Stufenreihe der Empfindlichkeit — bezw. Gefährlichkeit für die Pflanzen — aufstellen.

Arion empiricorum und Limax agrestis, Helix pomatia, Helix hortensis. Von den bei dieser Versuchsreihe nicht berücksichtigten Arten H. fruticum und H. arbustorum verhält sich die erstere ungefähr wie H. hortensis; die letztere würde zwischen pomatia und hortensis, aber sehr nahe bei pomatia einzuschalten sein. Kleinere Helixarten, wie H. lapicida, ferner Clausilien, Bulimus detritus sind ebenso harmlos oder noch harmloser als H. hortensis. Sie fressen mit Vorliebe abgestorbene Pflanzenteile und machen sich nur in der Not an lebende Blätter heran. Die Clausilien benagen allerdings mit Vorliebe Kalksteine, die mit Algen und Flechtenüberzügen bedeckt sind.

Von den eingehender berücksichtigten Formen sind es also die beiden Nacktschnecken, welche der Pflanzenwelt am meisten

verderblich würden, wenn nicht noch andere Momente als die berücksichtigten in Betracht kämen. Während die durch ihr Gehäuse vor dem Vertrocknen geschützten Helixarten auch bei relativ trockenem Wetter allabendlich auf Raub ausgehen und ihr Zerstörungswerk vollziehen, sind die auf nasses Wetter angewiesenen Nacktschnecken viel seltener in der Lage dies zu thun, und so wird, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, ihre Schädlichkeit vermindert.

Die Thatsache, daß viele Helixarten sich vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren, habe ich auch wiederholt auf einer in den Monaten März und April 1887 ausgeführten Reise nach Algerien bestätigen können.

So fand ich in der Nähe der Stadt Algier am Meeresstrand eine nicht näher bestimmte Euphorbia, vom Habitus unserer Euphorbia Gerardiana, deren junge Triebe soeben in voller Entfaltung begriffen waren. Die vorjährigen, abgestorbenen Triebe dieser Pflanze waren an dem warmen Regentage dicht mit kleinen Schnecken (Helix- und Bulimusarten) bedeckt, welche die Rinde der toten Stengel emsig benagten. An den frischen Trieben fanden sich wohl auch einige wenige dieser Tiere, von Schneckenfraß war aber nichts zu entdecken. In den Ruinen von Lambesis (1100 M. ü. M.) sah ich die dort äußerst zahlreichen Gehäuseschnecken fast ausschließlich vorjährige Pflanzenleichen benagen, während der reiche Kräuterflor kaum Spuren von Schneckenfraß erkennen ließ.

Auch weiter südlich, in der Umgebung von El Kantara, konnten, auch nach warmem Regen, nur selten an lebenden Pflanzen fressende Schnecken angetroffen werden, so häufig diese Tiere dort auch waren. In jedem Busch des unangenehm riechenden, von Schafen und Ziegen durchaus verschonten Peganum harmala waren mehrere große Helices beschäftigt die durch den Regen aufgeweichte Rinde der vorjährigen Stengel abzunagen, während die frischen Triebe keine Spur von Schneckenfraß verrieten.

Obwohl ich mir auf Grund dieser und anderer gelegentlicher Beobachtungen kein definitives Urteil zu fällen erlaube, so scheint mir doch, daß in den erwähnten Gegenden Nordafrika's die dort heimischen Pflanzen besser gegen die sie umgebenden Schnecken geschützt sind als dies für unsere heimische Flora der Fall ist. Nach mündlichen Mitteilungen, die ich Herrn Trabut, Professor an der école de médecine in Algier verdanke, ist es im dortigen

botanischen Garten außerordentlich schwierig, viele nicht dort einheimische Pflanzen im Freien aus Samen zu ziehen, da der größte Teil immer von den außerordentlich häufigen Schnecken vertilgt wird. Es scheint mir also der Grund des Verschontbleibens der nordafrikanischen Pflanzen nicht etwa auf eine größere Empfindlichkeit der Schnecken, sondern auf die bessere Ausrüstung der dort einheimischen Pflanzen zurückzuführen zu sein.

Unsere Süßwasserschnecken (Lymnaeus, Planorbis, Paludinaarten) verhalten sich im wesentlichen den zarteren Helixarten gleich. Die Schnelligkeit, mit welcher diese Tiere die Glaswände der Aquarien von dem Algenüberzug reinigen, ist sattsam bekannt und in ganz derselben Weise säubern sie auch die untergetauchten Teile der Wasserpflanzen. So lange ihnen noch Algen oder abgestorbene Blätter zur Verfügung stehen, lassen sie die lebenden Teile unberührt, so dass sie mit Erfolg benutzt werden können um die Blätter zarter Pflanzen, denen der Algenüberzug schädlich ist, von demselben zu befreien.

Stein [1]) hat dieses Verfahren mit Erfolg zur Reinhaltung der Kulturen von Ouvirandra fenestralis angewandt. Ist aber der Algenüberzug erschöpft und fehlen abgestorbene oder absterbende Blätter, so machen sich die gefrässigen Tiere auch an die lebenden Teile der Wasserpflanzen heran, die aber nur ganz allmählich, oft erst nach Tagen, zerstört werden.

Man könnte aus der Thatsache, daß viele Schnecken sich ganz vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren und den lebenden Pflanzen keinen oder nur geringen Schaden zufügen, vielleicht folgern wollen, daß die weiter oben in den Vordergrund gestellte Wichtigkeit und Notwendigkeit des Schutzes der Pflanzen gegen Schneckenfraß mindestens stark übertrieben sei. Dem ist nun nicht so; im Gegenteil geht aus diesen Thatsachen die Notwendigkeit des Schutzes mit Evidenz hervor. Die schwächeren Helices verzehren tote Pflanzenreste mit Vorliebe, nicht etwa weil sie ihnen eine reichere Nahrung bieten, sondern weil gewisse Substanzen, welche ihnen die lebenden Teile ungenießbar oder schwer genießbar machten, aus den abgestorbenen Geweben entweder ganz verschwunden oder in denselben doch nur noch in geringeren Mengen enthalten sind. Bewiesen wird dies durch die folgenden vergleichenden Fütterungsversuche.

---

1) Gartenflora 1886.

V. Einleitende Versuche.

Wir beginnen unsere Versuche mit glatten oder doch nur mit weichen Haaren versehenen Pflanzen, die wir den frisch eingesammelten Tieren vorlegen, und zwar wenden wir Pflanzen an, die an den von den Schnecken bewohnten Standorten vorkommen. Von jeder Pflanze wird ein Blatt in frischem Zustande, ein anderes, nachdem es mit Alkohol extrahirt und nachher in Wasser aufgeweicht worden ist, den Tieren vorgelegt. Von der großen Helix pomatia werden 2—3 Stück in eine Krystallisierschale gebracht, von den kleineren Arten eine größere Anzahl Individuen.

In einer ersten Versuchsreihe, welche Ende April und im Mai ausgeführt wurde, kamen folgende Pflanzen zur Anwendung:

Ranunculus ficaria, R. repens, Corydalis cava, Chelidonium majus, Saponaria officinalis, Sedum maximum, Aegopodium podagraria, Adoxa moschatellina, Leontodon taraxacum und Keimpflanzen von Fraxinus excelsior.

Helix hortensis. Nach 24 Stunden waren die lebenden Blätter der erwähnten Pflanzen noch unberührt oder doch nur schwach benagt, so z. B. diejenigen von Sedum maximum, Taraxacum, Adoxa. Die daneben liegenden, mit Alkohol behandelten Blätter waren dagegen nach derselben Zeit vollständig oder bis auf wenige Reste aufgefressen worden. Für Ran. ficaria, Saponaria und die Eschenkeimlinge war allerdings dies erst der Fall, nachdem die Blätter mit kochendem Alkohol behandelt worden waren, eine Erscheinung die sich auch in einigen anderen Versuchen wiederholte.

Helix fruticum. Von den frischen Blättern der zehn Pflanzen waren nach 24 Stunden nur zwei schwach benagt (Sedum maximum und Leontodon), alle anderen unberührt. Die ausgelaugten waren dagegen über Nacht verschwunden.

Helix arbustorum. Diese Art ist den lebenden Pflanzen schon weit gefährlicher. Unberührt blieben bloß die lebenden Blätter von Corydalis cava, Chelidonium, Adoxa, Fraxinus. Die der anderen Arten waren mehr oder weniger zerbissen, doch immer in weit geringerem Maße als die ausgelaugten, welche in kurzer Zeit vertilgt worden waren.

Helix pomatia. Wie schon die Beobachtung im Freien und einige Versuche gezeigt haben, greift die Weinbergschnecke viele Pflanzenarten an, die von den kleineren Formen verschont

bleiben oder von denselben nur wenig zu leiden haben. Unberührt oder doch nur wenig verletzt waren nach 24 Stunden die lebenden Blätter von Ranunculus repens und R. ficaria, Corydalis, Saponaria, Adoxa, Fraxinus; stärker beschädigt oder auch ganz gefressen waren die Blätter der übrigen Pflanzen. In sehr viel kürzerer Frist waren aber auch hier wieder sämtliche, mit Alkohol behandelten Blätter gefressen worden.

Die von den Gärtnern und Landwirten so sehr gefürchtete kleine graue Nacktschnecke (Limax agrestis) fraß die ausgelaugten Blätter auf, ließ unberührt Ranunculus repens, Chelidonium, Saponaria, Sedum, Fraxinus, benagte etwas Ran. ficaria, Aegopodium, Adoxa und fraß gleichmäßig an den frischen wie an den ausgelaugten Blättern von Taraxacum und Corydalis[1]).

Wesentlich dieselben Resultate ergaben Versuche mit Arion empiricorum.

Wenn auch die Straffheit der Blätter durch den Auslaugungsprozeß um etwas vermindert wird, so ist doch das verschiedene Verhalten der Schnecken gegenüber frischen und ausgelaugten Blättern nicht etwa auf solche Differenzen, sondern auf das Vorhandensein von in Alkohol bezw. Wasser löslichen Substanzen zurückzuführen.

In sehr anschaulicher Weise illustriert wird dies durch die Thatsache, daß die Säfte vieler Pflanzen, welche im frischen Zustande von den Schnecken verschmäht werden, schon bei bloßer Berührung der empfindlichen Körperoberfläche der Tiere bei denselben schmerzhafte Empfindungen hervorrufen.

Läßt man einen Wassertropfen auf eine ruhende oder lebhaft umherkriechende Weinberg- oder Gartenschnecke fallen, so reagirt das Tier entweder gar nicht oder bloß durch Einziehen der Tentakeln, welche bald wieder ausgestreckt werden. Auch Berührung der Tiere, bezw. ihrer Tentakeln mit festen Körpern veranlaßt dieselben, wie bekannt, bloß zu vorübergehendem Einziehen der ausgestreckten Körperteile.

Zerquetscht man aber zwischen den Fingern z. B. ein Blatt von Rumex scutatus und träufelt den ausgepreßten Saft auf irgend einen Körperteil einer Helix, so zieht sich das Tier unter allerlei, den lebhaften Schmerz verratenden Contractionen in sein

---

1) Die Blätter dieser Pflanze waren allerdings schon im Vergilben begriffen und es wäre ein mit frisch ausgetriebenen Blättern angestellter Versuch wohl anders ausgefallen.

Gehäuse zurück. Exemplare von Nacktschnecken, welche den ganzen Tag über sich sonst ruhig verhalten und durch Bespritzung mit Wasser oder leise Berührung mit festen Körpern kaum aus ihrer Ruhe gebracht werden können, sondern bei der Beträufelung mit dem sauern Ampfersaft eine Menge Schleim aus und kriechen eilig davon.

Fast ebenso energisch wirkt der Saft der Blätter von Saxifraga crassifolia. Am stärksten litt hier, wie auch in dem vorhergehenden Fall Helix hortensis, etwas weniger die robustere Helix pomatia.

Ähnliche Resultate ergaben ferner Versuche mit den scharfen Säften von Allium ursinum und Tropaeolum majus, während die zur Gegenprobe in ähnlicher Weise mit den milden Säften von Pulmonaria officinalis und Dactylis glomerata betupften Tiere sich nur wenig belästigt zeigten, allerdings aber bemüht waren, sich der schleimigen Substanzen zu entledigen.

Wenn nun schon die bloß äußere Berührung des Schneckenkörpers mit den Säften vieler Pflanzen den Tieren so unangenehm ist, so wird, dies kann man wohl als gewiß annehmen, die Einführung auch nur geringer Quantitäten solcher Substanzen den Tieren Schmerz verursachen und es werden dieselben, nur durch die höchste Not getrieben, sich an Gewächse heranmachen, die mit solchen Eigenschaften ausgestattet sind, und auch dann nur geringe Quantitäten davon in sich aufnehmen.

Die Pflanzenteile, welche aus den angegebenen Ursachen von den omnivoren Schnecken mehr oder weniger verschont bleiben, können wir als chemisch geschützt, die Substanzen, welche dies bewirken, als chemische Schutzmittel bezeichnen, ungeachtet der anderen Funktionen, welche diesen Substanzen außerdem noch im Haushalt der Pflanzen zukommen mögen.

Von den vorher beschriebenen wesentlich abweichende Versuchsergebnisse erhält man bei Verwendung mancher Pflanzen aus den Familien der Gräser, Asperifolien, Campanulaceen, der Laubmoose und vieler anderer Pflanzen. Die Tiere zeigen keine Bevorzugung der ausgelaugten Blätter gegenüber den frischen, häufig sogar, besonders bei Limax agrestis und Arion empiricorum, werden die frischen, lebenden Blattfragmente den mit Alkohol extrahirten vorgezogen, oder, was auch gar nicht selten eintritt, die ausgelaugten wie die frischen Blätter bleiben gleich unangetastet.

Ich verzichte auf die ins einzelne gehende Schilderung der Versuche und teile bloß die Namen der Versuchspflanzen und Versuchstiere mit den nötigen Bemerkungen mit:

Pastinaca sativa, Torilis anthriscus werden frisch und ausgelaugt nicht oder gleichmäßig benagt durch H. hortensis, pomatia und Arion.

Für Campanula medium und C. persicifolia kein Unterschied festzustellen zwischen frischen und ausgelaugten Blättern. Versuchstiere: die vier schon oft erwähnten Helixarten, außerdem Arion, Limax agrestis.

Von Laubmoosen blieben viele Arten, auch seitens stark ausgehungerter Schnecken, durchaus verschont und wenn dies nicht der Fall war, so wurden fast regelmäßig die frischen Blätter den ausgelaugten gegenüber bevorzugt. Helix hortensis, Arion, Limax zerfraßen lebende Pflänzchen von Mnium affine, während sie die gleichzeitig dargebotenen mit Alkohol extrahirten Fragmente verschmähten[1]). Dasselbe Resultat trat bei Vorfütterung von Bryum roseum an die Ackerschnecke ein. Wie ist nun dieses von den früheren Versuchsresultaten so sehr abweichende Verhalten zu erklären? Alle verwendeten Pflanzen zeichnen sich entweder durch Borstenbekleidung oder durch relativ bedeutende Härte ihrer Oberfläche aus, sie sind mechanisch gegen die Angriffe der Schnecken geschützt; die Struktureigentümlichkeiten, durch welche der Schutz hergestellt wird, können wir als mechanische Schutzmittel bezeichnen.

Warum, wird man aber ferner fragen, werden hier die frischen Blätter oder Stengelteile den ausgelaugten nicht nur gleich gestellt, sondern sogar vorgezogen? Die Schnecken besitzen ohne Zweifel einen hoch entwickelten Geschmackssinn. Dies geht sowohl aus ihrer Abneigung gegen zahlreiche Pflanzenstoffe, als aus ihrer Vorliebe namentlich für süß schmeckende Pflanzenteile hervor, welche letztere Thatsache den Gärtnern wohl bekannt ist. Die Vorliebe für Rohrzucker, Traubenzucker tritt namentlich bei der behenden kleinen Ackerschnecke in anschaulicher Weise hervor. Wird einem durch Zwicken zur eiligen Flucht angetriebenen

1) Ich hebe hier ausdrücklich hervor, daß dies nicht etwa auf Spuren von Alkohol in den ausgelaugten Pflänzchen zurückgeführt werden kann. Dieselben wurden immer zuerst an der Sonne oder am Ofen vollständig getrocknet und erst, nachdem jede Spur von Alkoholgeruch längst verschwunden war, in Wasser gebracht und in aufgeweichtem Zustand den Schnecken vorgelegt.

Exemplar eine Spur Zuckerwasser in den Weg gebracht, so stellt dasselbe, sobald sein Mund mit der süßen Flüssigkeit in Berührung gekommen ist, seine Kriechbewegungen ein. Befindet sich das Tier auf einer durchsichtigen Glasplatte, so sieht man seine Freßwerkzeuge in lebhafter Bewegung und beliebige gerade vorliegende Gegenstände anzubeißen versuchend. Während sonst diese Schnecke schon durch unsanfte Berührung zur Flucht angetrieben werden kann, ist jetzt oft ein starkes Zwicken und Drücken erforderlich, um dieselbe von dem süßen Geschäft abzubringen und zur Flucht zu bewegen.

Auf die grosse Vorliebe der Tiere für süß schmeckende Dinge ist die bei mechanisch geschützten Pflanzen häufig zu beobachtende Bevorzugung der frischen Pflanzenteile den geschmacklosen, ausgelaugten gegenüber zurückzuführen. Gewisse harte Blätter werden, wenn schon sie vorher auch von den hungrigsten Tieren ganz verschont geblieben sind, gefressen oder wenigstens zerfressen nach vorheriger Durchtränkung mit Zuckerwasser. Unter solchen Umständen macht sich z. B. selbst die sonst so harmlose Gartenschnecke an die derben Blätter von Mahonia aquifolium heran, deren dickere Nerven allein der durch den süßen Saft geweckten Freßlust der Tiere zu widerstehen vermögen. Dem entsprechend dürfen wir denn auch erwarten, daß alle Pflanzen, die zuckerreich sind, mit besonders energischen chemischen oder mechanischen Schutzmitteln ausgestattet sein müssen: Alliumarten, Gentianaarten, Gräser, Laubmoose u. s. w.

VI. Chemische Schutzmittel.

Die im vorhergehenden Abschnitt benutzte Methode der Auslaugung giebt uns Aufschluß darüber, ob eine Pflanze chemisch geschützt ist oder nicht; durch welche Stoffe aber die Tiere abgehalten werden, das lehren uns die Versuche nicht, da ja durch die Auslaugung sehr verschiedene Substanzen aus den Pflanzenteilen entfernt werden. In vielen Fällen, namentlich bei Pflanzen, deren Inhaltsbestandteile genauer bekannt sind, wird man allerdings mit großer Wahrscheinlichkeit die chemischen Schutzstoffe bezeichnen können, so z. B. bei Rumex acetosa das Oxalsaure Kali, bei den Alliumarten das Knoblauchöl, bei Ruta das ätherische Öl, bei den Gentianeen die Bitterstoffe u. s. w.

Der sichere Beweis für die Schutzwirkung einer Substanz wird aber nur dann erbracht sein, wenn eine sonst den Schnecken zusagende Nahrung, nach Durchtränkung mit Lösungen der fraglichen Substanz, nicht mehr oder nur noch ungern genossen wird. Für einige Substanzen sind solche Versuche durchgeführt worden; sie sollen an geeigneter Stelle mitgeteilt werden.

Aus der großen Menge von Substanzen, in denen man chemische Schutzmittel vermuten darf, konnten selbstverständlich nur einige wenige, durch besondere Häufigkeit oder interessantes Vorkommen ausgezeichnete Fälle etwas eingehender berücksichtigt werden. Die hier folgende Darstellung macht keinerlei Anspruch weder auf Vollständigkeit noch auf strenge Gliederung des Stoffes: hierzu sind die Versuche noch viel zu lückenhaft und stehen zu sehr vereinzelt da. Eine gewisse Ungleichheit der Versuche ist darauf zurückzuführen, daß dieselben zum Teil in verschiedenen Jahreszeiten ausgeführt worden sind, wo bald das Pflanzenmaterial, bald das Tiermaterial in anderen Objekten vorhanden war.

1. Gerbsäuren.

Die Rolle der Gerbsäuren im Stoffwechsel der Pflanzen ist noch lange nicht hinreichend festgestellt; sicher erkannt ist da-

gegen eine uns besonders interessierende Thatsache, daß nämlich in zahlreichen Fällen einmal ausgeschiedene Gerbsäuren keine weitere Verwendung im Stoffwechsel mehr finden, sondern als Exkrete in ihren Behältern verharren und auch in den abgestorbenen Pflanzenteilen noch nachgewiesen werden können. Ich verweise auf die reiche Gerbstofflitteratur, in welcher zahlreiche Belege hierfür angegeben sind. PFEFFER hat in seiner Pflanzenphysiologie (Bd. I, S. 306), auf Grund der damals vorliegenden Thatsachen die Vermutung ausgesprochen, daß den Gerbsäuren, außer der gelegentlichen Verarbeitung die sie erleiden können, noch andere unerkannte Funktionen in der Pflanze zufallen dürften. „Denn so erhebliche Mengen von Gerbsäuren, wie sie in vielen Pflanzen sich finden, mögen doch wohl eher einem auf die Bildung jener abzielenden Stoffwechsel entstammen, als nur beiläufige und ferner nutzlose Nebenprodukte sein.“ Dieser Äußerung will ich gern beistimmen. Verständlich wird die Verbreitung des Gerbstoffs, sein massenhaftes Vorkommen bei vielen Pflanzen meines Erachtens nur dann, wenn man nicht bloss seine etwaige noch sehr fragliche Rolle bei der Ernährung und dem Aufbau des Pflanzenleibes berücksichtigt, sondern vor allem seine biologische Bedeutung in betracht zieht. An Äußerungen über seine Wichtigkeit in dieser Beziehung hat es in neuerer Zeit nicht gefehlt. So sagt G. KRAUS in seiner Abhandlung über die Rolle der Gerbstoffe im Stoffwechsel der Pflanzen „eine einzige und allbekannte Eigenschaft der Gerbsäuren — ihre Fäulniswidrigkeit [2]) — würde allein genügen, denselben im Pflanzenhaushalt eine wichtige Rolle zu sichern: die Rolle, der Oberfläche der Pflanzen Schutz zu verleihen, Borke und Kernholz der Bäume zu imprägnieren und widerstandsfähig zu machen.“

Eine andere Hypothese hat neuerdings WARMING [3]) aufgestellt. Mit Hinweis auf das häufige Auftreten des Gerbstoffes in der Blattepidermis überwinternder Blätter, vermutet WARMING, daß dasselbe infolge der Hygroskopizität des Gerbstoffes als Schutzmittel gegen Austrocknung diene und namentlich wichtig sein könne für die Wiederherstellung des verlorenen Turgors.

1) Sitzungsberichte der Naturf.-Ges. zu Halle, 5. Nov. 1884.

2) Vergl. auch FOCKE, Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze. Kosmos, Bd. X.

3) Beobachtungen über Pflanzen mit überwinternden Laubblättern. Bot. Centralbl. Bd. XVI, 1883, S. 350.

Auf die Discussion dieser erst noch durch Experimente zu begründenden Ansicht einstweilen verzichtend, wenden wir uns zur Betrachtung der Bedeutung der Gerbsäuren als Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfrass. Hier können wir auf Grund der mitzuteilenden Versuche die Behauptung wagen, dass die Existenz zahlreicher Pflanzenarten, ja vielleicht ganzer Familien undenkbar wäre, wenn dieselben, ihre übrige Organisation als gleichbleibend vorausgesetzt, des Gerbstoffs, den sie in ihren Organen führen, entbehrten.

Landpflanzen.

Es ist hinlänglich bekannt, dass Pflanzenteile, die, wie z. B. die Eicheln, durch einen grossen Gerbstoffgehalt ausgezeichnet sind, für unsere Haustiere mit Ausnahme des Schweines entweder ungeniessbar sind oder, wenn in grösseren Mengen aufgenommen, den Tieren (Pferden, Rindern) schädlich, ja lebensgefährlich werden können[1]). Gerbstoffreiche Pflanzen werden von den meisten pflanzenfreßenden Säugetieren verschmäht, in grösseren Mengen jedenfalls nur bei Nahrungsmangel genossen, z. B. im Winter, wenn eine hohe Schneedecke die besseren Futterkräuter zudeckt. Dem entsprechend finden wir denn auch, wie FOCKE (l. c.) hervorgehoben hat, bei Baumrinden und immergrünen Blättern ganz regelmässig entweder grössere Mengen von Gerbstoffen oder andere energische chemische oder mechanische Schutzmittel. Gegen geringere Quantitäten von Gerbstoff sind aber Nagetiere und Wiederkäuer unempfindlich, denn viele unserer besten Futterkräuter, z. B. die Papilionaceen, führen in ihren Blättern Gerbstoff, aber nur in solchen Quantitäten, dass er nicht mehr als Schutzmittel gegen diese Tiere wirken kann und doch verdanken es höchst wahrscheinlich z. B. die Kleearten diesen relativ geringen Mengen von Gerbsäuren, nicht von den Schnecken vertilgt zu werden. Die wenig empfindliche Limax agrestis verursacht allerdings unter Umständen nicht geringen Schaden in den Kleeäckern, doch wäre der Schaden unvergleichlich grösser, wenn der Klee gegen sie, wie auch gegen andere Schnecken, nicht chemisch geschützt wäre.

Werden frische Kleeblätter an die Gartenschnecke (Helix

1) Zu vergleichen HAUBNER, Gesundheitspflege der landwirtschaftlichen Haussäugetiere und DAMMANN, Die Gesundheitspflege der landw. Haussäugetiere.

hortensis) verfüttert, so dauert es Tage lang ehe sie gefressen sind, während ausgelaugte Blätter in kurzer Zeit verschwinden.

Auch Helix pomatia, welcher mit anderen Futterpflanzen verschiedene Papilionaceen vorgelegt worden waren (Trifolium pratense, alpestre, medium, rubens, Medicago sativa, Coronilla varia, montana), die alle auf einem von dieser Schnecke bewohnten Muschelkalkberge gewachsen waren, fügte diesen Pflanzen nur wenig Schaden bei, während gleichzeitig dargebotene Stengel von Daucus carota, Urtica dioica begierig verzehrt wurden.

Auch andere gerbstoffreiche Pflanzen: Poterium sanguisorba, Fragaria vesca und andere Rosifloren, ferner Saxifragen, Sedum, Sempervivum, die Blätter der meisten einheimischen Bäume und Sträucher, die Farne werden wohl hauptsächlich wegen ihres Gerbstoffgehaltes von den omnivoren Schnecken verschont oder doch wenig beeinträchtigt.

Nicht wenige durch hohen Gerbstoffgehalt ausgezeichnete Blätter werden auch nach längerer Behandlung mit Alkohol von hungrigen Schnecken nicht oder kaum stärker berührt als die frischen; in vielen Fällen mag hier die Härte der Blätter mit entscheidend sein, jedenfalls aber nicht dann, wenn z. B. ganz junge noch zarte Teile, denen ja sonst die Schnecken so gern nachstellen, verwendet worden sind. So verhält es sich unter anderen bei Versuchen mit jungen Blättern der Pappeln, Rosen, Saxifraga crassifolia. Aus solchen Blättern wird nämlich der Gerbstoff auch durch längeres Kochen in Alkohol nur unvollständig ausgezogen. Es musste daher hier ein anderes Verfahren angewendet werden, um den Gerbstoff unwirksam zu machen, woraus zugleich sich auch der sichere Beweis für die Schutzwirkung des Gerbstoffs bei diesen Pflanzen ergab.

Blattfragmente der angegebenen Pflanzen wurden in eine Lösung von Kalibichromat untergetaucht und unter der Luftpumpe mit der genannten Flüssigkeit injiciert. Die mikroskopische Prüfung der Blattstücke ergab, dass die Zellen noch nicht getötet, aber stark plasmolysiert waren. Beim Eintauchen der plasmolysierten Objekte in heisses Wasser trat dann Tötung des Plasmas ein, was sich sofort an der plötzlich eintretenden Dunkelfärbung der eingetauchten Stücke zu erkennen gab. Die Blattfragmente mit dem niedergeschlagenen Gerbstoff wurden nach vorheriger Auswaschung zusammen mit frischen und durch Alkohol und heisses Wasser ausgelaugten Stücken den Schnecken (Arion empiri-

corum und Helix pomatia) vorgelegt. Von allen drei Versuchspflanzen wurden bloss die mit Kalibichromat behandelten Blattstücke gefressen, während die anderen, welche mit Eisenchlorid noch die Gerbstoffreaction zeigten, unberührt blieben: ein sicherer Beweis für die Schutzwirkung des Gerbstoffs.

Die meisten der bisher besprochenen Pflanzen sind durch einen immerhin relativ hohen Gerbstoffgehalt ausgezeichnet; hier soll nun gezeigt werden, dass auch geringe Gerbstoffmengen bez. verdünnte Lösungen den Pflanzen einen energischen Schutz gegen Schneckenfraß gewähren.

Dünne Scheiben der den omnivoren Schnecken so sehr zusagenden Möhre (Daucus carota) wurden durch Eintauchen in siedendes Wasser getötet, im Ofen getrocknet, und nachdem sie in Gerbstofflösungen von verschiedener Konzentration (1 $^0/_0$, $^1/_2$ $^0/_0$, $^1/_{10}$ $^0/_0$) aufgeweicht worden waren, ausgehungerten Individuen von Limax agrestis dargeboten. Die in der Lösung von 1 pro Mille aufgequollenen Stücke wurden ebenso rasch verzehrt als die, welche in reinem Wasser aufgeweicht worden waren. In dieser Verdünnung wird offenbar der den Tieren widerwärtige Geschmack durch die Süßigkeit ihrer Leibspeise noch verdeckt. Die mit 1 $^0/_0$iger Lösung versetzten Scheiben waren auch nach zwei Tagen noch fast intact; etwas angebissen waren die Stücke mit halbprozentiger Tanninlösung.

Auch gegen blosse Berührung ihrer Körperoberfläche mit verdünnten Gerbstofflösungen sind die Schnecken äusserst empfindlich. Lässt man einen Tropfen reinen Wassers über den Körper der gewöhnlichen Ackernacktschnecke (Limax agrestis) fließen, so zeigt sich das Tier nur wenig beunruhigt. Nimmt man aber eine nur ein pro Mille haltige Tanninlösung, so scheidet das Tier beträchtliche Mengen von Schleim aus und flüchtet sich so rasch wie möglich; selbst bei einer Verdünnung der Tanninlösung zu $^1/_4$ pro Mille war noch eine beunruhigende Wirkung zu erkennen. Lösungen von den angegebenen Konzentrationen rufen auf unserer Zunge kaum noch eine Spur von Zusammenziehung hervor.

Es leuchtet nun ohne Weiteres ein, dass, wenn diesen gegen Gerbstoff so sehr empfindlichen Tieren ihre Leibspeise durch Versetzung mit geringen Mengen von Tannin verleidet werden kann, sie Pflanzen, die auch nur geringe Mengen von Gerbstoff führen, entweder nicht oder nur in der Not benagen werden. Von besonderem Vorteil wird es denn auch für die Schutzwirkung des Gerbstoffes sein, wenn er sich schon in denjenigen Geweben findet, welche

den Angriffen der Tiere unmittelbar ausgesetzt sind, d. h. vor allem in Haaren und in Epidermiszellen, und so hätten wir für das von WARMING (siehe weiter oben) bemerkte häufige Auftreten des Gerbstoffes in der Epidermis vieler Blätter eine naheliegende biologische Erklärung, welche die von diesem Forscher aufgestellte Hypothese allerdings nicht notwendig auszuschliessen braucht. WARMING theilt mit, daß die Epidermis der Blattoberseite gewöhnlich gerbstoffreicher als die der Unterseite ist, was mit der hier vertretenen Auffassung nicht recht stimmen würde, da ja die Unterseite der Blätter gewöhnlich zuerst das Ziel der Angriffe der Schnecken ist. WARMING giebt in der kurzen vorläufigen Mitteilung die Pflanzen, bei welchen er den erwähnten Unterschied zwischen den beiderseitigen Epidermen gefunden hat, nicht an. Ich selbst habe hierüber nur wenige Beobachtungen angestellt, in vielen Fällen aber eine Differenz im Gerbstoffgehalt nicht auffinden können. Für manche Crassulaceen theilt EDUARD WAGNER [1]) sogar mit, daß die Oberhautzellen der Blattunterseite reicher an Gerbstoff sind als diejenigen der Oberseite, so daß also jedenfalls die von WARMING angegebene Regel nur von beschränkter Giltigkeit ist.

Wasserpflanzen.

Gerbstoff tritt bei zahlreichen Wasserpflanzen als Schutzmittel auf. Ausgelaugte Blätter von Potamogetonarten, Vallisneria, Hydrocharis, Trapa, Hippuris werden gerne von Wasserschnecken (Lymnaeus, Paludina, Planorbisarten) gefressen, während die frischen Pflanzen kaum berührt werden. Bei der sehr gerbstoffreichen Trapa ist unter Umständen die Behandlung mit doppeltchromsaurem Kali notwendig, um die Blätter den Tieren genießbar zu machen.

Wie bei den Landpflanzen ist auch bei den Wasserpflanzen der Gerbstoff bald mehr gleichmäßig auf die verschiedenen Gewebe verteilt (Trapa), bald auf vereinzelte Idioblasten beschränkt, fast immer aber findet er sich auch hier in den Epidermiszellen oder deren Auswüchsen, den Haaren.

Salvinia natans hat, wie PRINGSHEIM [2]) hervorhebt, auf

1) Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. Dissert. Göttingen 1887.

2) PRINGSHEIM: Zur Morphologie der Salvinia natans in Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. III, p. 509.

den Blättern zweierlei Haare. Die einen findet man an den jungen Teilen der Pflanze. Sie fallen bald nach vollendeter Entwickelung der Organe, an welchen sie vorkommen, ab. Diese mehrgliederigen Haare enthalten bedeutende Mengen von Gerbstoff, welcher in Gestalt stark lichtbrechender Tropfen fast den ganzen Hohlraum der Zellen ausfüllt. Diese Haare, welche wie es auch sonst bei Wasserpflanzen häufig der Fall ist die jüngsten Teile ganz einhüllen, enthalten also Gerbstoff als chemisches Schutzmittel. Sie gehen aber bald verloren und an ihre Stelle treten dann die Haare der zweiten Art, die durch ihre braune, zugespitzte Endzelle ausgezeichnet sind und an anderer Stelle noch besprochen werden sollen. Gerbstoff kommt bei dieser Pflanze ausserdem in den beiderseitigen Epidermen vor.

Eine Erwähnung verdienen auch die eigentümlichen Haare an den jungen Blattspitzen von Ceratophyllum. Hier sitzen diese Haargebilde nach SCHENK[1]) zwischen den beiden Endstacheln des Blattes. Sie haben die Gestalt mehrzelliger, langgestreckter Anhängsel und sind dicht mit stark lichtbrechendem, gerbstoffreichem Inhalt erfüllt. Die Zellen dieser Haare fand ich ausserdem mit einem prächtigen roten Farbstoff versehen. Da diese Trichome bald absterben und daher nur in der Nähe des Vegetationspunktes angetroffen werden, so vermutet SCHENK mit Recht, dass dieselben als Schutzorgane der Endknospe wirksam sind. Nachdem diese Schutzorgane verloren gegangen sind, bleiben immer noch zahlreiche gerbstoffführende Idioblasten in Stengel und Blatt, sowie die Endstacheln der Blätter als Schutzorgane übrig.

Gerbstoff als Schutzmittel dürfte auch bei zahlreichen Algen eine nicht geringe Rolle spielen. Auf sein Vorhandensein bei Süsswasseralgen (Mesocarpus, Spirogyra, Vaucheria, Conferva u. s. w.) haben verschiedene Forscher aufmerksam gemacht. Bei den braunen Algen scheinen Gerbstofflösungen ganz allgemein vorzukommen (Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, p. 57), in besonders grosser Menge z. B. in den zwischen den Sporangien stehenden Paraphysen von Asperococcus, in den äussersten, gedunsenen Zellen der peripherischen Thallusfäden der Mesogloeaceen u. s. w. Die peripherische Lage dieser Gebilde, ihr Vorkommen bei Asperococcus in der Nähe von Organen, die für die Erhaltung der Art von grosser Wichtig-

1) SCHENK, HEINRICH, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886.

keit sind, sprechen für die Rolle des Gerbstoffs als Schutzmittel auch bei diesen Pflanzen.

2. Schutzfärbung?

Im Anschluss an die Besprechung der Schutzwirkung des Gerbstoffs muss hier des zuerst von WIGAND [1]) beobachteten häufigen Vorkommens roter Farbstoffe in Gerbstoff führenden Zellen gedacht werden. Besonders häufig, allerdings nicht ausschliesslich, tritt der rote Farbstoff in den Oberhautzellen auf und seine Gegenwart ist meist sehr in die Augen fallend. Es ist daher die Frage, ob die von dem Blattgrün abweichende Färbung, abgesehen von der Bedeutung, welche ihr nach PICK [2]) bei gewissen Stoffwanderungserscheinungen vielleicht zukommen mag, den Pflanzen nicht auch noch andere Vorteile gewährt. Die Rolle der Blütenfarbstoffe bei der Anlockung von Insekten ist so eminent, dass der Gedanke, gewisse Farbstoffe möchten eine entgegengesetzte Wirkung ausüben, nicht von vornherein zurückzuweisen ist, sondern im Gegenteil eine ernste Prüfung verdient. Auf dem Gebiet der Zoologie ist die Rolle von Schutz- und Trutzfarben allgemein anerkannt. Auch in der botanischen Litteratur fehlt es nicht an Mitteilungen, die sich jedoch meist auf schwer kontrolierbare Fälle beziehen. Hier will ich bloss eine auffallende Angabe mitteilen. Nach OTTO KUNTZE (l. c. S. 85) schützen die Javaner häufig ihre Kaffeeplantagen und Gärten mit einem lebenden Zaun von rotblätterigen Pflanzen, welche die dort häufigen Wildschweine, denen diese Farbe zuwider ist, fernhalten sollen.

Buntscheckige Blätter sind in den Tropen häufig, aber auch in unserer Flora giebt es eine nicht geringe Anzahl von Pflanzen, deren Blätter scheckig sind oder häufiger bloss an einer Stelle einen dunkelroten Fleck haben. Arum maculatum, Orchis maculata, O. latifolia, Phyteuma nigrum, Polygonum persicaria, Sempervivum tectorum u. s. w. sind jeder-

---

1) WIGAND, Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs und der Pflanzenfarben. Bot. Zeitung, 1862, p. 121. Auf die konstanten Beziehungen zwischen Erythrophyll und Gerbstoff hat WIGAND noch in seiner letzten, erst nach seinem Tode veröffentlichten Arbeit hingewiesen: Die rote und blaue Färbung von Laub und Frucht. (Botanische Hefte, Marburg 1887.)

2) PICK, Über die Bedeutung des roten Farbstoffs bei den Phanerogamen u. s. w. Bot. Centralblatt, 1883. Hier ist auch die ältere Litteratur citirt.

mann bekannte Beispiele. Nicht nur die Vegetationsorgane sind besonders häufig an besonders gefährdeten Stellen (Basis der Stengel und der Blätter) rot gefärbt, sondern auch viele anemophile Blüten sind von auffälliger roter Färbung und es liessen sich eine Menge von Vorkommnissen anführen, welche für die Wahrscheinlichkeit der angedeuteten Hypothese sprechen. Bewiesen werden kann sie aber nur durch Experimente. Ich bin leider bis jetzt noch nicht in der Lage gewesen mit grösseren Tieren, etwa Hasen oder Rehen, Versuche vorzunehmen, um festzustellen, ob die betreffenden dunkeln Flecken auf den Blättern die Tiere vom Genuss derselben zurückschrecken oder nicht. Da viele der gescheckten Pflanzen, wie die angeführten Orchideen, ferner namentlich Arum maculatum, andere energisch wirksame Schutzmittel besitzen, so könnten diese gefleckten Pflanzen, welche ja so wie so nicht gefressen würden, nur den Vorteil daraus ziehen, dass die schon durch die Färbung gewarnten Tiere sie nicht einmal berühren. Die Zellen, welche den roten Inhalt führen, sind in vielen Fällen ganz vereinzelt zwischen den farblosen oder grünen Zellen zerstreut, so dass sie von grösseren Tieren gar nicht bemerkt werden können. Die Untersuchung muss sich daher auch auf kleinere Tiere erstrecken. Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, an der Hand von Versuchen die angeregte Frage zu beantworten, und ich unterlasse es daher auch das gewonnene Beobachtungsmaterial hier schon mitzuteilen.

3. Pflanzen mit sauren Säften.

Saures oxalsaures Kali (Kaliumbioxalat).

Dieses Salz bedingt, wie bekannt, den sauern Geschmack mancher Rumex-, Oxalis- und Begoniaarten. Pflanzen, die wie der Sauerampfer und der Sauerklee größere Mengen davon bergen, werden nur ungern von weidenden Tieren berührt. Verfütterung grösserer Mengen dieser Pflanzen wirkt auf die Tiere schädlich.

Rumex acetosa, acetosella und verwandte werden im frischen Zustande von den verschiedenen omnivoren Schnecken nur in grosser Nahrungsnoth genossen, während sie nach vorheriger Auslaugung rasch vertilgt werden. Obschon die Rumexarten ausser dem Kaliumbioxalat in gewissen Geweben Gerbstoff führen, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß das Sauerkleesalz

allein schon die Tiere fernzuhalten vermag. Bewiesen wird es durch folgende Versuche.

Am Ofen getrocknete Scheiben der Wurzeln von Daucus carota wurden in Lösungen von saurem oxalsaurem Kali von verschiedener Concentration ($1\,^0/_0$, $^1/_2\,^0/_0$, 1 pro mille) zum Aufquellen gebracht. Jede Schneckenart (Arion empiricorum, A. hortensis, Limax agrestis, Helix hortensis) erhielt je eine dieser Möhrenscheiben und dazu eine, welche in reinem Wasser aufgeweicht worden war. Wie in den analogen, mit Tanninlösungen durchgeführten Versuchen, wurden auch hier die in reinem Wasser aufgeweichten Scheiben zuerst gefressen, oft noch ehe an den anderen geringe Spuren von Fraß bemerkbar waren. Nachher kamen die Scheiben mit 1 pro mille an die Reihe, während die Stücke mit $^0/_2\,^0/_0$iger Lösung auch später nur ganz allmählich verzehrt wurden; an dem in $1\,^0/_0$iger Lösung aufgeweichten Scheiben waren auch nach mehreren Tagen kaum Spuren von Fraß zu bemerken.

Saures oxalsaures Kali ruft schon in Lösungen von 1 pro mille starke Reizwirkungen an den damit in Berührung gebrachten Körperteilen hervor (Helix hortensis, Arion empiricorum). Lösungen der angegebenen Concentration schmecken viel weniger sauer, als die aus den vorher erwähnten Pflanzen ausgepreßten Säfte. Es werden denn auch die Tiere durch Bespritzung mit diesen zur eiligen Flucht angetrieben.

Für die succulenten Gewächse, deren wechselnder Säuregehalt in neuerer Zeit wiederholt eingehender untersucht worden ist, ist die Schutzwirkung des intensiv sauren Saftes jedenfalls nicht gering zu schätzen, obwohl bei diesen Pflanzen noch verschiedene andere Schutzmittel (z. B. Gerbstoff) vorkommen. Ich lasse diese Pflanzen hier ausser Betracht, um nur noch einen exquisiten Fall, wo saure Säfte als Schutzmittel auftreten, etwas eingehender zu besprechen.

4. Haare mit saurem Exkret.

Säureausscheidung an der Oberfläche des Pflanzenleibes ist nach den Beobachtungen von Sachs über Corrosion polierter Marmorplatten eine bei den Wurzeln wohl allgemein verbreitete Erscheinung. Von oberirdischen Organen werden gewöhnlich bloß die bei insectivoren Pflanzen auftretenden sauren Secrete genannt, obwohl es in der älteren Literatur nicht an Angaben über anderweitiges Vorkommen saurer Ausscheidungen fehlt.

Als ich einmal bei Beobachtungen über rhaphidenführende Pflanzen einen jungen Trieb einer Oenothera in den Mund führte, war ich nicht wenig erstaunt, schon bei blosser Berührung desselben mit der Zunge, einen intensiv sauren Geschmack wahrzunehmen. Blaues Lakmuspapier wurde bei bloß oberflächlicher Berührung mit der Pflanze intensiv gerötet.

Als nach dieser gelegentlichen Wahrnehmung zahlreiche Pflanzen aus verschiedenen Familien in dieser Hinsicht geprüft wurden, gelang es, ausser bei den noch zu besprechenden Papilionaceen, nur bei Pflanzen aus der Familie der Onagrarieen diese Ausscheidungen nachzuweisen, z. B. bei Oenothera tetraptera, O. grandiflora, O. fruticosa, O. Drummondii, Gaura parviflora, Gauridium molle, Epilobium hirsutum, E. abyssinicum, Circaea lutetiana.

Die Ausscheidung des sauren Saftes geht von zahlreichen einzelligen, cylindrischen, am Ende nur wenig erweiterten und abgerundeten Haaren aus. Jedes dieser Haare trägt an seinem Ende einen grossen Tropfen der ausgeschiedenen sauren Flüssigkeit.

Die Haare sind ziemlich elastisch. Zieht man z. B. eine junge Frucht von Epilobium hirsutum mehrfach zwischen den Fingern durch, so kann man sämtliche Flüssigkeitstropfen abstreifen, ohne das Absterben der Haare zu verursachen. In Wasser verschwinden die Tröpfchen sofort beim Eintauchen des Pflanzenteils und mit ihnen die saure Reaction der Stengeloberfläche (z. B. bei Epilobium hirsutum, Circaea lutetiana), um aber nach einiger Zeit wieder aufzutreten.

Ein bewurzelter Stengel von Circaea lutetiana, dessen Haare grosse Tropfen der sauer reagierenden Flüssigkeit trugen, wurde etwa eine Minute lang unter Wasser gebracht und in demselben hin und her bewegt. Die nachher vorgenommene mikroskopische Untersuchung zeigte, daß die Tropfen gänzlich verschwunden waren. Es wurde nun die Pflanze derart gestellt, daß die secernierenden Stengelhaare direkt bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop beobachtet werden konnten. An den anfangs völlig sekretfreien Haarenden konnten schon nach $1^1/_2$ Stunden wieder kleine Tröpfchen des sauren Sekrets wahrgenommen werden, welche langsam aber stetig an Grösse zunahmen. Nach abermaliger Abspülung des Sekrets, trat abermals Wiederersatz ein. Das Sekretionsorgan leidet also hier nicht, wie aus leicht einzu-

sehenden Gründen etwa bei Primula sinensis, durch Entfernung des Sekrets, sondern setzt seine Thätigkeit unbeschädigt fort, und es können die durch Regen oder Thau ihres Schutzexkretes beraubten Pflanzen dasselbe wieder erneuern. Die chemische Untersuchung des Sekretes wurde leider zur richtigen Zeit versäumt und als sie im Herbst vorgenommen werden sollte, war die saure Reaktion der Pflanzenteile, von welchen das Sekret in genügenden Mengen hätte gewonnen werden können, verschwunden.

Über die sauren Ausscheidungen der Onagrarieen habe ich keine Angaben in der älteren Literatur auffinden können; dagegen ist das Vorkommen sauer schmeckender Sekrete bei Cicer arietinum in DECANDOLLE's Pflanzenphysiologie (Übersetzung von ROEPER S. 190) besprochen. Eben daselbst sind auch weitere Literaturnachweise über diesen Gegenstand zu finden. Das Exkret soll bei Cicer ein Gemenge von Oxalsäure, Essigsäure und Äpfelsäure sein.

Die Haare, welche das Sekret absondern, finden sich sowohl an den Stengeln als an den Blättern, an welchen letzteren sie sowohl auf der Fläche als am Rande vorkommen. Am Ende eines ziemlich langen cylindrischen, mehrzelligen Stiels sitzt der karminrote, etwas angeschwollene, secernierende Teil, welcher je nach den Umständen von einem größeren oder kleineren Tropfen der farblosen Ausscheidung umgeben ist. Die Zellen des Haarendes sind mit dichtem, trübem Inhalt und großem Kern versehen.

Bei Cicer arietinum wird, wie bei Circaea, die durch Wasser abgespülte Ausscheidung wieder ersetzt. Selbst an abgeschnittenen Trieben geschah dies und zwar zu wiederholten Malen, wenn die Zweige in dampfgesättigtem Raum aufbewahrt wurden.

Die auf unserer Zunge sich sehr unangenehm fühlbar machende Sekretion, welche an sämtlichen oberirdischen Vegetationsorganen stattfindet, kann nicht anders denn als Schutzmittel gegen Tierfraß gedeutet werden. Schnecken sind gegen das saure Sekret in hohem Grade empfindlich. Sobald ihre Tentakeln mit den Haaren in Berührung kommen, werden sie schleunigst eingezogen, die Pflanze so rasch wie möglich von den Tieren verlassen. Zweige, von welchen das Exkret abgespült worden ist, werden von omnivoren Schnecken (Helix hortensis, Arion empiricorum) ziemlich rasch vertilgt, während andere noch mit ihrem Exkret behaftete Stücke unberührt bleiben. Ob neben der energisch wirksamen, sauren Ausscheidung noch andere Schutzstoffe bei Cicer arietinum vorkommen, habe ich nicht durch weitere Aus-

laugungsversuche festzustellen versucht. Bei Circaea lutetiana und anderen Onagrarieen genügt die Entfernung des Exkrets, nicht, um die Pflanzen für Schnecken genießbar zu machen, da hier noch andere sehr wirksame Schutzmittel vorkommen (Gerbstoff, Rhaphiden).

5. Ätherische Öle.

Die durch penetranten Geruch und scharfen brennenden Geschmack ausgezeichneten ätherischen Öle gehören mit den Gerbsäuren zu den verbreitetsten chemischen Schutzmitteln der Pflanzen. Ihre Bedeutung in dieser Beziehung ist schon wiederholt hervorgehoben und an einzelnen Beispielen beleuchtet worden. In neuerer Zeit ist allerdings nach dem Vorgang von TYNDALL ihre Bedeutung mehr nach einer anderen Seite hin gesucht worden. Auf Grund der Wahrnehmung, daß eine Luftschicht, welche mit den Dünsten eines ätherischen Öls geschwängert ist, die strahlende Wärme in viel geringerem Maße durchläßt als reine Luft, wird angenommen, daß die Pflanzen, welche sich mit einer solchen Dunstschicht umgeben, sowohl gegen große Erwärmung durch die Sonnenstrahlen, als gegen starke nächtliche Abkühlung geschützt seien. Wie groß die Wirkung solcher Dunstschichten für die Pflanzen ist und ob sie überhaupt einen bemerkenswerten Einfluß ausüben, ist leider noch nicht durch Experimente, die allein über diese Frage entscheiden können, festgestellt worden [1]). Wie dem auch sei, so kann nicht bezweifelt werden, daß die Rolle der ätherischen Öle in der besprochenen Beziehung ganz bedeutend zurücktritt gegenüber ihrer Wirksamkeit als Schutzmittel gegen Tierfraß. Das stärkere Hervortreten von Gewächsen mit ätherischen Ölen, z. B. im Mittelmeergebiet, in Steppen und Wüsten im Vergleich zu unserer einheimischen Vegetation kann hinreichend aus den dort in höherem Maße erforderlichen Schutzmitteln gegen Tierfraß erklärt werden, treten ja in jenen Gegenden auch die anderen Schutzmittel, chemische wie mechanische, mehr in den Vordergrund als bei uns. Außerdem darf nicht vergessen werden, daß bei vielen Pflanzen, welche ätherische Öle in inneren Drüsen führen, an der in-

1) Zu vergleichen: GRISEBACH, l. c. Bd. I, S. 443; HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, S. 325 und VOLKENS, Die Flora der Ägyptisch-Arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.

takten Pflanze nichts oder doch nur äußerst wenig von dem Geruch wahrzunehmen ist (Citrusarten, Piperaceeen, Acorus calamus u. s. w.), und selbst wo äussere Drüsen vorhanden sind, ist der Geruch bei sehr warmer Witterung allerdings bei vereinzelten Formen ohne weiteres wahrnehmbar, bei der großen Mehrzahl aber macht sich derselbe erst bei Berührung beziehungsweise Reibung der Pflanzenteile bemerkbar, ein merkwürdiger Gegensatz zu dem auffallenden Geruch, der aus den Blüten vieler Pflanzen ausströmt, trotzdem darin die ätherischen Öle nur in minimalen Quantitäten enthalten sind. Nicht ohne Interesse wäre ein eingehender durchgeführter Vergleich der beiden Kategorieen von ätherischen Ölen in Bezug auf Geschmack und Geruch. Während bei den ätherischen Ölen der Vegetationsorgane in der Mehrzahl der Fälle besonders der scharfe, brennende Geschmack hervortritt, so zeichnen sich diejenigen der Blumen mehr durch ihren Geruch aus, die Schärfe tritt weniger hervor. Das letztere ist z. B. der Fall für das Rosenöl, das erstere für das Sekret der Drüsenhaare von Primula sinensis, welches einen nur schwachen Geruch, aber einen brennend scharfen Geschmack hat.

Versuche.

Frische Blätter von Ruta graveolens wurden von Helix hortensis gar nicht, von H. pomatia kaum berührt, im ausgelaugten Zustande dagegen rasch vertilgt. Desgleichen werden von Acorus calamus nach Behandlung mit heißem Alkohol Blattfragmente von verschiedenen Schnecken gefressen, während die frischen Teile unversehrt bleiben.

Aus diesen Versuchen kann man mit Bestimmtheit nur das eine entnehmen, daß die besprochenen Pflanzen chemisch geschützt sind, da ja außer den ätherischen Ölen noch andere den Schnecken widerwärtige Stoffe in den Blättern enthalten sein können. Versuche, wie sie mit Gerbstoff und Sauerkleesalz angestellt worden sind, habe ich hier nicht wiederholt, weil sich durch die Beobachtungen an Pflanzen mit äußeren Drüsen die Wirkung der scharfen ätherischen Öle in höchst einfacher und unzweideutiger Weise veranschaulichen läßt.

Geranium Robertianum besitzt an Stengeln und Blättern zahlreiche Haare, die auf mehr oder weniger langem Stiele eine ellipsoidische Zelle tragen. Diese Endzelle ist, wie auch die Epidermiszellen — mit Ausschluss der Schließzellen der Spaltöffnungen —, schön rot gefärbt und beiderlei Zellen, namentlich die Endzellen

der Haare zeichnen sich durch ihren hohen Gerbstoffgehalt aus. Außerdem führen die Endzellen zwischen der Cuticula und der übrigen Zellhaut ein in kaltem Alkohol lösliches Secret, welchem die Pflanze ihren eigentümlichen Geruch sowie auch den bitteren Geschmack verdankt, den man wahrnimmt, wenn man die noch unverletzte Pflanze einfach mit der Zunge in Berührung bringt. Diese Erscheinung, welche wir bei zahlreichen anderen drüsenhaarigen Pflanzen, z. B. Primula sinensis, vielen Labiaten, Pelargonien u. s. w. ebenfalls wahrnehmen, ist dadurch bedingt, daß die äußerst zarte Cuticula bei der leisesten Berührung platzt und der darunter geborgene Stoff seine unangenehme Wirkung infolgedessen schon bei bloßer Berührung geltend machen kann.

Es gehören daher, wie längst bekannt, die drüsigen Pflanzen zu den relativ gut geschützten, welche von vielen omnivoren Tieren gemieden werden [1]). Ganz besonders unangenehm sind sie auch den Schnecken, die sich auf einem solchen drüsigen Gewächs äußerst unbehaglich fühlen. Wird ein Exemplar der kleinen Limax agrestis auf eine Pflanze von Geranium Robertianum gebracht, so bringt sie beim Kriechen jeden Augenblick ihre Tentakeln mit den Köpfchen der Drüsenhaare in Berührung. Das Tier zieht die Tentakel sofort ein und erfaßt, aus naheliegenden Gründen, bereitwillig jede glatte Stütze, um das ihm unbequeme Substrat zu verlassen. Wird ihm diese Gelegenheit nicht geboten, so läßt es sich an einem immer länger werdenden Schleimfaden auf die Erde herab. Auf den drüsenlosen Blumenblättern dagegen bewegt sich das Tier mit Leichtigkeit und verläßt die ihm zusagende Unterlage nicht so rasch.

Auch die Gartenschnecke wird durch die Drüsenhaare sehr belästigt und verläßt das unbehagliche Substrat, sobald ihr dazu Gelegenheit geboten wird.

Eine auf dieselbe Pflanze gebrachte Weinbergschnecke kam, selbst nach längerer Zeit, kaum von der Stelle, da sie bei jedem Versuch, die Tentakeln behufs Orientierung auszustrecken, dieselben mit den Drüsenköpfchen in Berührung brachte. Werden den erwähnten Schnecken Stengelfragmente und Blätter unserer Pflanze vorgelegt, so machen sich die Tiere zuerst an die halbierten Stengel heran, um sie von den Schnittflächen ausgehend

---

1) Vergl. Kerner, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste.

allmählich zu verzehren, während die drüsigen Oberflächen von Stengel und Blatt erst später und nur ganz allmählich verzehrt werden. Nach vorheriger Extraktion mit Alkohol werden Stengel und Blätter rasch und gleichmäßig vertilgt.

Es bilden also die Drüsenhaare dieser Pflanze ein ausgezeichnetes Schutzmittel gegen das Ankriechen und Anbeißen seitens der Schnecken. Da man vielleicht hier die Einwendung machen könnte, daß schon die langen ziemlich steifen Haare die Schnecken rein mechanisch abzuhalten vermöchten, so soll hier durch einen weiteren Versuch gezeigt werden, wie unangenehm auf die Tiere die bloße Berührung ihrer Körperfläche mit dem Sekret von Geranium einwirkt.

Auf einer reinen Glasplatte wird durch einen darüber gestreiften drüsigen Stengel unserer Pflanze ein schmaler Streifen des drüsigen Sekrets hergestellt und das Glas in den Weg einer lebhaft kriechenden Ackerschnecke gebracht. Sobald das Tier mit dem Streifen in Berührung gekommen ist, hält es an und macht meist kehrt, nachdem es die mit dem Sekret in Berührung gekommenen Körperteile rasch eingezogen hat.

Wurden ähnliche Streifen von dem drüsigen Sekrete von Mentha piperita oder Dictamnus fraxinella auf die Glasplatten gestrichen, so zogen die Tiere ihre Tentakeln schon ein und änderten ihre Bewegungsrichtung noch bevor sie an die Streifen herangekrochen waren. In diesem Fall muß man annehmen, daß die Tiere die Gegenwart der aromatischen Pflanzen schon vermittelst ihres Geruchsinnes zu erkennen vermochten.

Die gestielten Drüsenhaare vom Typus des Geranium Robertianum oder der Primula sinensis u. s. w. nehmen, in Bezug auf Vollkommenheit, als Schutzeinrichtungen eine höhere Stufe ein als die inneren Drüsen, z. B. von Hypericum, Citrus[1]) u. s. w. Während die als Schutzmittel wirksamen Stoffe hier im Innern der Gewebe angeordnet sind und infolgedessen erst nach bereits eingetretener Verletzung der Pflanze dem angreifenden Tier Einhalt gebieten, so ist bei den drüsigen Pflanzen

1) Bei Ruta graveolens, welche auch innere Drüsen besitzt, ist allerdings der scharfe Geschmack der Blätter schon bei bloßer Berührung der Zunge mit denselben wahrzunehmen. Auch zeigt die mikroskopische Untersuchung intakter Blattfiedern die Epidermis mit winzigen Tröpfchen ätherischen Öls bestreut. Ob dieselben aus den inneren Drüsen stammen und wie sie gesetzten Falls nach außen gelangen, habe ich nicht festzustellen versucht.

infolge der exquisit peripherischen Lage des Sekretes schon einer tiefer greifenden Verletzung vorgebeugt.

Es umgiebt sich hier die Pflanze mit einem Mantel unangenehm riechender und scharf schmeckender Exkrete, die bei der leisesten Berührung bereits ihre Wirksamkeit ausüben können. Durch die Verlegung der das Exkret führenden Teile an die Oberfläche der Blätter wird hier zugleich der für das Assimilationsparenchym disponible Raum nicht eingeengt, wie es bei vielen inneren Drüsen (z. B. Rutaceen, Aurantiaceen) der Fall ist.

6. Bitterstoffe.

Bittere Pflanzenteile werden, so lange sie frisch sind, nur äußerst ungern von den Schnecken angegriffen, während im Spätherbst die im Absterben begriffenen Blätter selbst von Gentiana lutea, namentlich von der Ackerschnecke, ziemlich stark zernagt werden.

Versuche.

Ausgehungerte Weinbergschnecken bekamen Blätter mehrerer Gentianaarten. Die jungen Triebe von G. lutea, cruciata, asclepiadea und acaulis waren auch nach drei Tagen noch unversehrt; ein junges Blatt von Menyanthes trifoliata ließ bloß einige Bißspuren erkennen. Selbst nach einer Woche waren die Blätter von G. lutea noch kaum angebissen. Desgleichen wird Polygala amara fast ganz verschont, während die weniger bitteren P. comosa und namentlich P. vulgaris etwas mehr zu leiden haben.

Nach Auslaugung des Bitterstoffs werden die Blätter von Menyanthes und G. lutea begierig von Weinbergschnecke und Gartenschnecke verzehrt. Da beiderlei Pflanzen gerbstofffrei sind, so unterliegt es kaum einen Zweifel, daß bei diesen Pflanzen die Immunität auf das Vorhandensein des Bitterstoffs zurückzuführen ist. Sicher läßt sich dies und zwar ohne weitere Umstände beweisen für Pflanzen, welche den Bitterstoff nicht wie die Gentiana- und Polygalaarten im Inneren ihrer Blätter, sondern an gestielten Drüsen tragen. Die jungen Blätter von Carduus benedictus schmecken, schon einfach beim Durchziehen durch den Mund, außerordentlich bitter und es kann hier der bittere Stoff — Cnicin —, welcher in großen Drüsenhaaren enthalten

ist, wie auch bei Geranium Robertianum, leicht auf andere Körper übertragen werden.

Auf eine Glasplatte wurde durch wiederholtes Überstreichen mit jungen Blättern ein bitterer Streifen hergestellt und das Glas kriechenden Schnecken (Limax agrestis, Helix hortensis) in den Weg gelegt. Die Tiere zogen sich, sobald sie in Berührung mit den an der Glasscheibe haftenden Spuren des Bitterstoffs gekommen waren, zurück und veränderten ihre Bewegungsbahn.

Die außerordentlich große Empfindlichkeit der Körperoberfläche dieser Tiere gegen die Sekrete vieler Drüsenhaare gestattet uns die Annahme zu machen, daß diese letzteren, wenn auch nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich mit durch Landschnecken gezüchtet worden sind.

7. Ölkörper der Lebermoose.

Die saftigen Vegetationskörper der thallösen Lebermoose, welche das ganze Jahr über, dem Substrate bloß angeschmiegt, offen und scheinbar schutzlos daliegen, würde man geneigt sein, für eine kleineren Tieren leicht zugängliche Beute zu betrachten. Dasselbe würde man auch für die beblätterten Jungermannieen annehmen, obwohl bei diesen die Annahme einer Schutzwirkung der bei vielen Formen an den Blättern vorhandenen Zähne nahe liegt, welche Zähnchen allerdings kleineren Tierchen gegenüber gewisse Dienste leisten mögen, als Schutzmittel gegen Schnecken und größere Tiere aber nicht in Betracht kommen können.

Trotzdem findet man aber im Freien an den meisten Lebermoosen nur selten die Spuren von Tierfraß, obwohl es an den von diesen Pflanzen bevorzugten Standorten keineswegs an Schnecken fehlt und anderweitige vegetabilische Nahrung nicht immer im Überfluß vorhanden ist.

Die häufig wahrgenommene Immunität dieser anscheinend so harmlosen Gewächse, in Verbindung mit der räthselhaften Bedeutung der sogenannten Ölkörper, welche nach PFFFER's schönen Untersuchungen [1]) nicht weiter verwendbare Excrete darstellen, bestimmten mich zuerst auf diese und ähnliche bisher zu sehr vernachlässigte Fragen ausführlicher einzugehen und dieselben zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung vorzunehmen, deren wesentliche Resultate den Inhalt dieser Abhandlung bilden.

---

1) W. PFEFFER, Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874.

Versuche.

Die schon auf Grund der im Freien gemachten Wahrnehmungen wahrscheinliche Abneigung der Schnecken gegen Lebermoose wurde zunächst durch einige Fütterungsversuche festgestellt. Selbst nach längerer Fastenzeit fraßen die Tiere die Pflanzen nur wenig an und ließen manche Arten ganz und gar unberührt. So verschonte Helix pomatia Pellia epiphylla, Fegatella conica, Lophocolea bidentata; Helix hortensis Pellia (nach vierzehn Tagen noch intakt), Corsinia marchantioides, Lunularia und Marchantia (schwach zerfressen); Limax agrestis verschonte Anthoceros laevis, Pellia epiphylla, Corsinia, Fegatella.

Die auch sonst häufige Regel, daß Pflanzen, für deren Vermehrung und Erhaltung besonders gut gesorgt ist, weniger ergiebig gegen die Angriffe von Tieren geschützt sind als andere, welche in der angedeuteten Beziehung weniger begünstigt sind, hat sich auch für einige Lebermoose bestätigt.

Versuch.

Gleichgroße Thallusfragmente von Marchantia, Lunularia, Fegatella und Reboulia wurden (Oktober) einigen ausgehungerten Exemplaren von Limax agrestis und Arion hortensis vorgelegt. Beiderlei Tiere verhielten sich gleich. Zuerst machten sie sich an die beiden durch ihre reichliche Brutknospenbildung ausgezeichneten Marchantia und Lunularia heran, und diese waren schon lange vernichtet als nach etwa zehn Tagen an Fegatella[1]) und Reboulia geringe Angriffsspuren deutlich wurden.

Die mitgeteilten, sowie zahlreiche andere Versuche zeigen, daß die scheinbar wehrlosen Lebermoose mit sehr ergiebigen Schutzmitteln versehen sein müssen. Die meisten werden von den Schnecken, auch wenn diese schon sehr ausgehungert sind, verschmäht, andere wie Lunularia und Marchantia nur dann von den weniger empfindlichen Schneckensorten angegriffen, wenn denselben keine andere zusagende Nahrung zur Verfügung steht.

1) Fegatella besitzt allerdings nach neueren Untersuchungen (Karsten, G., Beiträge zur Kenntnis von Fegatella conica) auch eigentümliche Brutknospen, die aber in Bezug auf Ergiebigkeit denjenigen von Marchantia und Lunularia jedenfalls bedeutend nachstehen.

Auch die größeren pflanzenfressenden Tiere, wie Hasen, Rehe u. s. w., scheinen die Lebermoose zu verschonen. Niemals fand ich im Walde von größeren Tieren angebissene Rasen; Fegatella conica, deren weit ausgedehnte Lager von weitem erkennbar sind, wurde bei meinen Versuchen von zahmen Kaninchen gar nicht berührt.

Aus dem Mangel irgendwie energisch wirkender mechanischer Verteidigungsmittel ergiebt sich ohne weiteres, daß diese Pflanzen, wenn auch vielleicht nicht ausschließlich, so doch vorwiegend, der Beschaffenheit ihrer Säfte die Sicherung ihrer Existenz verdanken. Einem jeden, der sich etwas eingehender mit der Untersuchung von Lebermoosen beschäftigt hat, wird der eigentümliche, penetrante Geruch mancher Formen aufgefallen sein. Einige Arten, wie Geocalyx graveolens, Grimaldia fragrans verdanken ihrem Geruch ihren Speciesnamen. Der Geruch tritt bei manchen Formen schon ohne weiteres hervor, so z. B., außer den schon erwähnten Formen, bei Riellaarten, Fegatella, Targionia hypophylla. Immer aber erfährt er eine Steigerung, wenn man die Pflanzen zwischen den Fingern zerreibt. Sehr angenehm, an das Aroma gewisser feiner Birnen erinnernd bei Targionia hypophylla, an dasjenige von Asarum europaeum bei Pellia epiphylla, ist der Geruch bei anderen Arten eher unangenehm zu nennen (Fegatella conica).

Der Geschmack der Lebermoose ist, mit wenigen Ausnahmen, sehr auffallend. Schon ganz kleine Fragmente thallöser sowohl als foliöser Formen entwickeln beim Kauen einen äußerst unangenehmen Geschmack, der bei den verschiedenen Arten erheblich verschieden ist. Viele kleine Jungermannien brennen auf der Zunge wie Pfeffer; brennend scharf schmeckt auch Preissia, andere wieder schmecken sehr aromatisch (Fegatella, Targionia hypophylla); andere Arten wie Jungermannia quinquedentata Weber intensiv bitter und zugleich aromatisch.

Die Verfolgung dieser Eigenschaften der Lebermoose, die genauere chemische Untersuchung der Stoffe, welche Geruch und Geschmack bedingen, muß ich anderen Forschern überlassen. Ohne Zweifel wird die bisher so sehr vernachlässigte chemische Untersuchung der Lebermoose, im Gegensatz zu der Armut an eigenartigen Substanzen bei den Laubmoosen [1]), manche interessante Ergebnisse zu Tage fördern.

1) Vgl. Treffner, E., Beiträge zur Chemie der Laubmoose. Dorpater Dissertation 1881.

Manche der Stoffe, auf welche hier hingewiesen wurde, sind leicht in Alkohol löslich. Ausgelaugte Pflanzen, die mit frischen zusammen an Schnecken verfüttert werden, findet man nach kurzer Zeit zerfressen resp. gefressen, während die frischen Exemplare unberührt bleiben.

Versuch mit Helix hortensis.

Verwendete Lebermoose: Aneura pinguis, Preissia commutata, Plagiochila asplenioides. Die ausgelaugten alle gefressen, die frischen unberührt.

Versuch mit Arion hortensis.

Verwendete Lebermoose: Aneura, Preissia, Pellia epiphylla. Die mit Alkohol ausgezogenen wurden ganz gefressen; von den frischen wurde nur Preissia ganz wenig benagt.

Versuch mit Limax agrestis.

Verwendete Lebermoose: Aneura, Preissia, Plagiochila. Die ausgelaugten blieben unberührt, von den frischen wurde nur Plagiochila etwas angebissen.

Hier haben wir nun ein Resultat, das denjenigen der zwei vorhergehenden Versuche widerspricht, aber verständlich wird, wenn wir das bereits früher besprochene Verhalten von Limax agrestis uns vergegenwärtigen. Die Ackerschnecke ist vielen Substanzen gegenüber weniger empfindlich als andere Schnecken und bevorzugt vor allem zuckerhaltige Pflanzenteile, und es wurde bereits früher gezeigt, daß selbst Blätter, die sonst gar nicht von dem Tier berührt würden, ziemlich stark zerfressen werden, wenn sie vorher mit Zuckerwasser injiciert oder auch bloß bestrichen worden sind. Der Geschmack des Thallus von Preissia ist anfangs süß und erst später stellt sich der unangenehme Geschmack ein. Während in unserem Versuch diese Pflanze im frischen Zustande dank ihrem süßen Geschmack berührt wurde, blieben die ausgelaugten Stücke, wie auch die, wie ich mich überzeugt habe, ebenfalls geschmacklosen, mit Alkohol ausgezogenen Fragmente von Aneura und Plagiochila verschont, und es gelang leicht der Nachweis, daß die Schuld hieran auf dem Mangel an Substanzen beruhe, welche die Freßlust der Tiere zu erwecken im Stande sind. Nachdem die in Zuckerwasser getauchten Lebermoose den Tieren aufs neue vorgelegt worden waren, verschwanden die durch Auslaugung mit Alkohol ihrer Schutzstoffe beraubten

Pflanzen in kurzer Zeit, während die damit noch versehenen Stücke vor der Hand verschont blieben.

Die vorher erwähnten Lebermoose sind, denn anders kann man die Versuchsergebnisse nicht deuten, chemisch geschützt. In diesem und in anderen Fällen, die ich nicht im Einzelnen aufführen will, genügt eine kurze Behandlung mit heißem Alkohol, um die den Schnecken widerstehenden Stoffe zu extrahieren. Bei anderen Formen, z. B. Lophocolea bidentata und namentlich Jungermannia quinquedentata reicht hierzu auch längeres Kochen in Alkohol noch nicht aus. J. quinquedentata schmeckt auch dann noch sehr bitter.

Die definitive Entscheidung der Frage, ob die chemischen Schutzmittel der Lebermoose allein oder doch vorwiegend in den „Ölkörpern" enthalten sind, muß weiteren Untersuchungen überlassen werden; für diese Auffassung sprechen entschieden ihr frühzeitiges Auftreten in den jungen Geweben, der von Pfeffer gelieferte Nachweis ihres Verhaltens als nicht weiter verwertbarer Excrete, das Vorkommen von Gerbstoff[1]) in den „Ölkörpern" von Lunularia. Höchst wahrscheinlich sind auch die ätherischen Öle, auf welche der auffallende Geruch mancher Arten zurückzuführen sein wird, in diesen Gebilden abgelagert[2]), für welche ich lieber die Bezeichnung Schutzkörper empfehlen möchte. Eine vollständig sichere Bestimmung der in diesen Schutzkörpern enthaltenen Stoffe wird ja nur die macrochemische Untersuchung geben können.

Die Schutzkörper kommen jedenfalls bei der großen Mehrzahl der Lebermoose vor. Vermißt habe ich sie bis jetzt unter den genauer untersuchten Arten bloß bei Blasia pusilla und Anthoceros laevis, deren Geschmack nichts von der den übrigen Lebermoosen zukommenden Schärfe erkennen läßt. Dagegen habe ich sie auffinden können bei Pellia epiphylla, wo sie nach PFEFFER fehlen sollen. In den langgestreckten Zellen des Thallus finden sie sich in großer Anzahl (30—40) und sind etwa von der Größe der Chlorophyllkörner. Ihre Gestalt ist kugelig oder länglich, häufiger mehr oder weniger unregelmäßig, ihr Aussehen schaumig. Besonders deutlich treten sie hervor in den abgestorbenen Thalluslappen, aus deren Zellen alle übrigen geformten

1) PFEFFER, l. c. p. 16 des S.A.

2) LIMPRICHT (Kryptogamen. Flora von Schlesien. Laub- und Lebermoose. Breslau 1876) hat auch schon die Vermutung ausgesprochen, daß der Geruch mancher Lebermoose auf die „Ölkörper" zurückzuführen sei.

Inhaltsbestandteile geschwunden sind. Ich fand sie ferner auch noch im Sporogoniumstiel, in den Schleimpapillen, Wurzelhaaren sowie auch in den Sporen.

Bei Metzgeria furcata, welche nach PFEFFER ebenfalls der „Ölkörper" entbehren soll, findet man bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen in sämtlichen Zellen des Thallus bis zum Vegetationspunkt — inclusive Scheitelzelle — zahlreiche winzige stark lichtbrechende Körper von kugeliger oder länglicher Gestalt, deren geringe Größe einer mikrochemischen Untersuchung allerdings große Schwierigkeiten bereitet, die aber doch in Bezug auf ihre Löslichkeitsverhältnisse mit den viel größeren Ölkörpern von Pellia epiphylla übereinstimmen.

Unter den beblätterten Jungermannieen giebt PFEFFER das Fehlen der Schutzkörper bloß für Jung. bicuspidata an, welche Form ich nicht untersucht habe. Während bei den Jungermannieen die Schutzkörper gleichmäßig in sämtlichen Zellen der Blätter oder des Thallus vorkommen, finden sich die denselben entsprechenden Gebilde bei den Marchantiaceen in vereinzelten Zellen des Thallus und der auf der Unterseite dieses entspringenden blattartigen Lamellen; dieselbe Verteilung der Schutzkörper findet sich auch schon bei den sonst auf einer niedrigeren Differenzierungsstufe stehenden Riccien [1]).

Bei sämtlichen darauf hin untersuchten Marchantiaceen habe ich die Schutzkörper finden können; bei Fegatella conica und Plagiochasma Aitonia sind dieselben besonders zahlreich in der Oberhaut der weiblichen Hüte vorhanden.

Unter den einheimischen Lebermoosen vermißten wir also die Schutzkörper bloß bei zwei Gattungen, Blasia und Anthoceros.

Blasia und Anthoceros sind nun aber unter den einheimischen Lebermoosen die einzigen, welche in ihrem Innern die vielbesprochenen Nostoccolonieen beherbergen. Unwillkürlich drängt sich hier die Frage auf, ob nicht etwa bei diesen Formen die fehlenden Olkörper durch die Nostoccolonieen vertreten werden. Da, wie wir später sehen werden, Nostoc von den Schnecken ganz nnd gar verschont bleibt, so hat die Vermutung, daß derselbe Pflanzenteilen, in welchen er sich eingenistet hat, ebenfalls zum Nutzen gereiche, manches für sich, und verdient dieser Punkt einer experimentellen Prüfung unterworfen zu werden.

---

1) LEITGEB, Untersuchungen über die Lebermoose IV. Heft p. 24.

VII. Mechanische Schutzmittel.

Im Gegensatz zu den chemischen Schutzmitteln, deren Wirkung auf die chemisch-physiologischen Eigenschaften von Excreten zurückzuführen ist, beruht bei den mechanischen Schutzmitteln die Wirkung auf physikalischen Eigenschaften und zwar in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle auf der Härte von Pflanzenteilen. So scharf wir auch die Schutzmittel in bezug auf die Art ihrer Wirkung in zwei Gruppen trennen können, so giebt es doch zahlreiche Fälle bei chemischen Schutzmitteln, wo deren Wirkung durch gewisse mechanische Structurverhältnisse bedeutend erleichtert oder gar erst ermöglicht wird. Das letztere ist der Fall bei den Brennhaaren der Nesseln; das erstere z. B. bei den gestielten Drüsenhaaren von Geranium Robertianum, Primula sinensis, Cnicus benedictus u. s. w. Ohne Zweifel wird auch bei inneren Drüsen und Excretbehältern eine durch biologische Gesichtspunkte geleitete Untersuchung manche bisher rätselhafte Structureigentümlichkeiten als Mittel zur Erzielung der Wirkung chemischer Schutzsubstanzen erkennen lassen.

Bei mechanischem, durch Härte bedingtem Schutz, sehen wir bald die ganze Oberfläche der Pflanzenteile zu einem festen Panzer ausgebildet, bald finden wir besondere Schutzwaffen in Form von Stacheln, Dornen, Borsten, welche durch ihre Lage den Zutritt zu den zarteren Teilen der Pflanze erschweren. Der Nutzen, den die gröberen mechanischen Schutzmittel gegen die Angriffe der grösseren Tiere gewähren, ist so einleuchtend und so allgemein bekannt, dass hier nicht näher darauf eingegangen zu werden braucht. Es sei hier bloss auf die Zusammenstellung in KERNERS Pflanzenleben, Bd. I, hingewiesen. Welche Bedeutung aber oft ganz unscheinbare Vorrichtungen gegen die Angriffe der Schnecken gewähren, soll hier an einer Reihe von Beispielen gezeigt werden.

Die Wirkungsweise der mechanischen Schutzmittel macht sich in verschiedener Weise geltend: 1) das Ankriechen der Tiere wird erschwert[1]; 2) der Angriff durch die Mundteile wird erschwert

---

1) Vgl. KERNER, Schutzmittel der Blüten.

oder ganz verhindert; 3) Inhaltsbestandteile der angefressenen Gewebe rufen auf rein mechanischem Wege Schmerz in den Weichteilen der Freßwerkzeuge hervor.

1. Borstenhaare.

Um die Wirkung des Borstenüberzugs gegen das Ankriechen der Schnecken in anschaulicher Weise hervortreten zu lassen, bringen wir eine Gartenschnecke auf den rauhen Stengel von Symphytum officinale. Sofort merken wir, dass es dem Tier sehr unwohl zu Muthe ist. Es gelingt ihm kaum festen Fuß zu fassen. Das Vorwärtskriechen der Schnecke wird durch die abwärtsgerichteten Borstenhaare bedeutend erschwert und die Tentakeln werden bei jeder Berührung mit denselben rasch eingezogen. Wird in die Nähe der sich nicht zu helfen wissenden Schnecke irgend ein glatter Gegenstand gebracht, so wandert dieselbe sofort auf die ihr zusagende Unterlage hinüber. Im Freien wird man deshalb wohl nur selten Gartenschnecken auf den Symphytumstauden antreffen.

Die Weinbergschnecke ist auf demselben Substrate ebenfalls sehr ungeschickt. Etwas behender bewegen sich die Tiere auf den Stengeln und Blättern von Pulmonaria officinalis und Papaver Rhoeas. Setzt man sie auf den glatten Fruchtknoten der letzteren Pflanze, so dauert es lange Zeit, bis sie sich entschließen können, den dornigen Pfad der Befreiung zu betreten.

Bei Wasser bewohnenden Phanerogamen ist mechanischer Schutz durch Borstenhaare wenigstens bei den einheimischen Formen wenig verbreitet, um so häufiger aber bei Algen, wobei ich bloß an die Gattungen Coleochaete, Bulbochaete, Oedogonium, sowie an zahlreiche einzellige Algen, speziell Desmidiaceen, Pediastrum, Scenedesmus u. s. w. zu erinnern brauche. Bei diesen letzteren sind allerdings die Verteidigungsorgane bloß solide oder hohle Fortsätze der hoch differenzierten Zellen, was in Bezug auf die Wirkung aber vollkommen gleichgiltig ist.

Meine Versuche mit Wasserpflanzen beschränken sich auf die einjährige Hydropteridee Salvinia natans. Eine kleine schwimmende Festung, ist dieses Pflänzchen zunächst mit den ziemlich vergänglichen, gerbstoffführenden Haaren versehen (vgl. S. 38). Die unter Wasser getauchten Teile tragen zahlreiche, in eine scharfe Spitze endende Haare, welche allseitig von dem Pflänzchen ausstrahlend, Wassertieren den Zutritt bedeutend erschweren.

Versuche.

Zwei Salviniapflanzen, von denen die eine noch klein war, die andere aber die normale Größe erreicht hatte, wurden in ein Gefäß mit Hunderten von kleinen, 2—5 mm langen Lymnaeusexemplaren gebracht. Nach kurzer Zeit waren die Pflanzen dicht mit den Tieren besetzt, die aber nach meist fruchtlosen Versuchen die durch ihre spitzen Haare verteidigte Pflanze wieder verließen.

Ein größerer Lymnaeus von circa 20 cm Schalenlänge brauchte auch geraume Zeit, um der Salvinia beizukommen und zu den Schwimmblättern zu gelangen, nachdem er an einer Stelle nach langer Arbeit die Zipfel des Wasserblattes vertilgt hatte. Die bereits stark beschädigte Pflanze wurde später wieder den kleinen Schnecken vorgelegt, welche nunmehr im Stande waren, das begonnene Zerstörungswerk fortzusetzen.

Die beschriebenen Versuche zeigen, daß die Salvinia in ihren Haaren einen gegen Wasserschnecken ziemlich guten, meist wohl ausreichenden Schutz besitzt, denn es darf nicht unerwähnt bleiben, daß die zu unseren Versuchen angewendeten Schnecken in hohem Grade ausgehungert waren. Zu den Zeiten, wo im Freien Salvinia ihre Entwickelung durchläuft, finden die Wasserschnecken solche Massen von Algen, abgestorbenen Blättern und anderen leichter zu bewältigenden Substanzen, daß sie die wie eine Festung verteidigte Salvinia wohl meist verschonen werden.

Vergeichende Versuche mit Borstenpflanzen und chemisch geschützten Pflanzen.

Auf Seite 27 sind eine Reihe von Fütterungsversuchen mitgeteilt worden, wobei ausschließlich glatte oder weichhaarige Pflanzenteile zur Verwendung kamen. Ausgeschlossen blieben damals mit mechanischen Schutzwaffen (speziell Borstenhaaren) versehene Pflanzen, welche in den nunmehr zu beschreibenden Versuchen mit chemisch geschützten zusammen den Tieren vorgelegt wurden, um festzustellen, welche Pflanzen am besten gegen Fraß geschützt sind, die glatten oder die borstigen. Von vornherein ist es allerdings wahrscheinlich, daß bald das eine, bald das andere der Fall sein wird; doch ergab sich aus zahlreichen Versuchen, daß in den meisten Fällen die chemisch geschützten Pflanzen weniger unter den Angriffen der Schnecken zu leiden haben als diejenigen, welche mit Borstenhaaren versehen sind.

Versuche.

Auf einer Waldwiese auf Sandboden eingesammelte Exemplare von Arion empiricorum bekamen folgende an demselben Standort gewachsene Pflanzen:

Erster Versuch. Hieracium pilosella, Crepis paludosa, Myosotis palustris, Veronica beccabunga.

Zweiter Versuch. Chaerophyllum hirsutum, Jasione montana, Senecio sylvaticus, Rumex acetosa.

Dritter Versuch. Hieracium sylvaticum, Cirsium palustre, Valeriana dioica, Trientalis europaea.

Am stärksten benagt, beziehungsweise ganz aufgefressen wurden zuerst die borstigen Pflanzen: Cirsium, Hieracium pilosella, sylvaticum; in etwas geringerem Grade litten die ebenfalls borstigen Myosotis, Jasione, Chaerophyllum und der drüsige Senecio; gänzlich verschont blieben namentlich die scheinbar wehrlosen Formen: Veronica, Crepis, Rumex, Valeriana, Trientalis.

Eine weitere Versuchsreihe wurde im Engadin mit Alpenpflanzen und an denselben Standorten wohnenden Schnecken ausgeführt.

Helix arbustorum var. alpestris fand ich oberhalb St. Moritz-Dorf bei etwa 2300 M. ü. M. in feuchten Vertiefungen noch in reichlicher Anzahl. Im Freien fraßen die Tiere vorzugsweise an Disteln und abgestorbenen Blättern glatter Pflanzen.

In der Gefangenschaft benagten diese Tiere auch mit Vorliebe die borstigen Pflanzen, z. B. Arabis alpina, Scabiosa lucida, Cirsium spinosissimum, Carduus defloratus, Biscutella laevigata, während mit wenigen Ausnahmen (z. B. Anthyllis vulneraria, Senecio doronicum) die glatten, chemisch geschützten Pflanzen: Meum mutellina, Silene acaulis, Gypsophila repens, Gnaphalium leontopodium, Gentiana campestris verschont blieben.

Die in derselben Meereshöhe nur noch einzeln angetroffene, bei etwa 2000 M. aber noch häufige Limax agrestis erwies sich auch hier (vergl. S. 24) weniger wählerisch gegenüber den chemisch geschützten Pflanzen.

Stark angegriffen wurden bei den mit ihr angestellten Versuchen die meisten borstigen Pflanzen: Campanula barbata, C. pusilla, Aster alpinus, Aronicum glaciale, Carduus defloratus, Cirsium spinosissimum; in ge-

ringerem Grade benagt wurden die ebenfalls borstigen Myosotis alpestris, Hieracium pilosellaeforme. Unversehrt oder doch nur wenig zerfressen blieben mit Ausnahme von Anthyllis vulneraria, Senecio doronicum und Cardamine alpina die glatten oder doch nur mit anliegenden Haaren versehenen Arten, Leontodon taraxaci, Senecio carniolicus, Chrysanthemum alpinum, Gnaphalium leontopodium, Gentiana bavarica, G. campestris, Silene acaulis, Ranunculus glacialis, Chamaeorchis alpina und viele andere.

Zu den bisher mitgeteilten Versuchen waren Pflanzen verwendet ohne Rücksicht auf Verwandtschaft, wie sie, in der Mehrzahl der Fälle wenigstens, gerade nebeneinander an den von den Schnecken bewohnten Standorten aufgefunden worden waren. Nunmehr wurden Versuche angestellt mit borstigen und unbewehrten Pflanzen aus einer und derselben Familie. Mit wenigen Ausnahmen hatten auch hier die Borsten tragenden Arten mehr unter den Angriffen der Schnecken zu leiden als die glatten, chemisch geschützten.

Heracleum sphondylium, Pimpinella saxifraga, Chaerophyllum temulum, welche alle borstig behaart sind, wurden von verschiedenen Schneckenarten (Limax agrestis, Arion empiricorum, Helix pomatia, arbustorum, fruticum, hortensis), rasch gefressen, während die gleichzeitig den Tieren zur Verfügung gestellten glatten Arten — Conium maculatum, Bupleurum rotundifolium, Carum carvi viel weniger zu leiden hatten, nach Auslaugung mit Alkohol aber rasch vertilgt wurden.

Ausnahmen von dieser Regel kommen allerdings vor; der Borstenschutz kann bei gewissen Formen auch ein sehr gründlicher sein, z. B. Pastinaca sativa, Torilis anthriscus, Symphytum officinale.

Auch innerhalb einer und derselben Gattung tritt der oben erwähnte Gegensatz zwischen kahlen und borstigen Pflanzen häufig hervor.

Sämtliche vorher erwähnten Schnecken bevorzugten, mit Ausnahme von Helix pomatia, welche behaarte wie unbehaarte gleichmäßig verzehrte, die borstigen Blätter von Hieracium pilosella, während sie die glatten Blätter von H. auricula unberührt ließen; die ebenfalls behaarten Blätter von H. sylvaticum wurden von den kräftigeren Schnecken auch stark beschädigt.

Angesichts der eben geschilderten Thatsache, daß Schnecken mit Vorliebe solche Pflanzen benagen, deren Oberfläche mit Borsten versehen ist, könnte es absonderlich erscheinen, die Borstenhaare als spezielle Schutzorgane gegen Schneckenfraß verzollen zu wollen; und doch läßt sich, nachdem wir schon auf die Schwierigkeiten, welche dem Ankriechen der Schnecken durch Borstenhaare entgegengesetzt sind, hingewiesen haben, der eminente Nutzen des Borstenschutzes auch gegen das Anfressen durch sehr einfache Versuche darthun. Wir wählen zunächst die Brennessel (Urtica dioica) zum Ausgangspunkt.

Stengel und Blätter dieser Pflanze sind zunächst mit den zerstreuten Brennhaaren versehen, die gegen die Angriffe der pflanzenfressenden Säugetiere, wie bekannt, einen nicht zu verachtenden Schutz gewähren, bei ihren ziemlich großen gegenseitigen Abständen gegen die von den Schnecken drohende Gefahr aber nicht hinreichen würden. Wir finden denn auch außer den Brennhaaren, und zwar in sehr großer Anzahl, kurze Borstenhaare, deren scharfe Spitze an den Stengeln nach abwärts gerichtet ist, und welche im Verein mit den längeren Brennhaaren den Schnecken, namentlich kleineren Tieren, das Ankriechen und Anbeißen bedeutend erschweren müssen.

Versuch.

Zwei große junge Stengel unserer Pflanze wurden Schnecken vorgelegt, der eine in unversehrtem Zustande, der andere, nachdem er vorher in einem Mörser etwas zerrieben worden war. Verschiedene, in besonderen Behältern gehaltene Helixarten: H. hortensis, arbustorum, fruticum fraßen in Zeit von einigen Stunden die zerriebenen Pflanzen auf, machten sich auch an die intakten Stengel heran, ohne sie aber selbst nach zwei bis drei Tagen vollständig bewältigen zu können. Der großen H. pomatia allein gelang es damit fertig zu werden, allerdings war auch ihr Zerstörungswerk durch den Haarüberzug beträchtlich verlangsamt. Ganz ähnliche Resultate wurden erhalten bei der Fütterung derselben Schneckenarten mit unversehrten und zerquetschten Zweigen von Pulmonaria officinalis und Symphytum officinale. Auch hier wurden die Tiere viel rascher fertig mit den infolge der Zerquetschung ihnen viel leichter zugänglich gewordenen Pflanzenteilen.

Ohne fremde Beihülfe ist z. B. Helix hortensis kaum imstande, Symphytum irgend welchen Schaden beizufügen.

Weiter oben wurde schon gezeigt, wie unbeholfen sich die Tiere auf den borstigen Stengeln und Blättern bewegen; auch das Anfressen verursacht ihnen die größten Schwierigkeiten. Bei jedem Versuch in dieser Richtung kommen die sehr empfindlichen Tentakeln mit den Borstenhaaren in Berührung und werden sofort eingezogen. Die nur mit kurzen Papillen versehene Blumenkrone wird dagegen begierig gefressen. Wird den Tieren nur ein geeigneter Angriffspunkt geschaffen, so machen sie sich auch an die sonst intakten Blätter oder Stengel heran. Im Freien werden die dem Boden anliegenden, von Erdflöhen — kleine Käfer aus der Gattung Haltica — durchlöcherten Blätter, von den Löchern ausgehend, zerstört; schon ein Einschnitt mit der Scheere schafft ihnen einen geeigneten Angriffspunkt. Auch Disteln werden selbst von der zarten Gartenschnecke gern verzehrt, sobald ihnen eine geeignete Angriffsstelle geboten ist. Wird von einem Cirsium arvense Blatt der dornige Rand mit der Scheere entfernt, so vermag die sonst schwache Helix hortensis, von der Wunde ausgehend, das Blatt zu verzehren. Auch im Freien kann man bei uns vielfach Schnecken an Disteln fressend beobachten. Am Rande der Algerischen Sahara, wie auch an der dortigen Mittelmeerküste fand ich öfters nagende Schnecken an dornig borstigen Carduaceen, die höchst wahrscheinlich vorher erst von Schafen oder Ziegen angebissen worden waren. Wurden die Tiere auf intakte Blätter gebracht, so suchten sie dieselben wieder zu verlassen, falls nicht der an einer frisch angebrachten Wundstelle zugängliche Saft ihren Appetit reizte und sie zum Bleiben veranlaßte.

Der mechanische Schutz durch Borsten steht, wie eben gezeigt worden ist, wenigstens unter den gegebenen Versuchsbedingungen, wo den Schnecken abgeschnittene Blätter oder Stengelteile auf dem Boden des Behälters vorgelegt werden, dem chemischen in seiner Wirksamkeit meistens nach. Doch darf hierbei nicht vergessen werden, daß durch die erwähnten Versuchsbedingungen die Blätter der Borstenpflanzen in hohem Grade beeinträchtigt werden gegenüber denjenigen nicht borstiger Gewächse. An diesen können die Schnecken ungehindert hinaufkriechen, während gerade an den unteren Teilen der Stengel der Borstenpflanzen die Tiere mit den größten Schwierigkeiten zu kämpfen haben und erst nach einer mühseligen Wanderung zu den Blättern gelangen können, deren Inangriffnahme wenigstens den kleineren Sorten noch bedeutende Schwierigkeiten bereitet. Borstige Wurzelblätter, welche

ohne weiteres den Schnecken erreichbar sind, sehen wir daher auch gewöhnlich mit besonders üppiger Borstenbekleidung versehen.

Nachdem durch die mitgeteilten Versuche der Nutzen der Borsten erwiesen worden war, wurden zur Erhärtung dieses Beweises als Gegenprobe noch einige Parallelversuche mit ausschließlich chemisch geschützten Pflanzen ausgeführt, von denen hier bloß ein einziger beschrieben werden mag. Ganze und zerdrückte Blätter von Ranunculus repens wurden Schnecken vorgelegt. Diejenigen Arten, wie Helix pomatia, H. hortensis, welche die intakten Blätter verschmähten, liessen auch die zerdrückten Blätter unangetastet; ja wenn sie darauf gelegt wurden, so machten sie sich eiligst davon, offenbar weil der scharfe Saft des Ranunkelblattes auf ihre Körperfläche schmerzhaft einwirkte. Allein Helix arbustorum, welche die intakten Blätter von Ran. repens verzehrt, machte sich an die zerstampften Blätter heran, um sie zu vertilgen.

Aus allen diesen Versuchen können wir die wichtige Regel ableiten, daß Pflanzenteile, welche den Schnecken dank der glatten Oberfläche und weichen Beschaffenheit leicht zugänglich sind, diesen Tieren wegen der Beschaffenheit ihrer Säfte widerstehen und daß umgekehrt die Pflanzen, deren Geschmack den Schnecken zusagt, durch mechanische Schutzmittel diesen Tieren schwer zugänglich gemacht sind.

Nachdem ich einmal durch verschiedenerlei Versuche auf diesen Gegensatz aufmerksam geworden war, gelang es mir in der großen Mehrzahl der Fälle schon vorauszusehen, ob eine gegebene Pflanze dem Geschmack der omnivoren Schnecken zusagt oder nicht. Ist eine Pflanze gut mechanisch geschützt — etwa mit reichem Borstenüberzug versehen — so wird sie höchst wahrscheinlich der Beschaffenheit ihrer Säfte nach den Schnecken zusagen, wenn auch diese Säfte auf unserer Zunge eine unangenehme Geschmacksempfindung hervorrufen mögen, wie bei Chaerophyllum temulum, Heracleum sphondylium. Der Geschmack dieser Tiere fällt eben mit dem unsrigen nur teilweise — z. B. in bezug auf Zuckerarten — zusammen. Andere Pflanzenteile, die für unseren Geschmack angenehm oder gleichgültig sind, wie viele Papilionaceen, werden von den Schnecken gemieden oder doch nur in der Not berührt.

Es fehlt nicht an Ausnahmen zu der vorher aufgestellten

Regel der gegenseitigen Vertretung von mechanischen und chemischen Schutzmitteln bei verschiedenen, oft nahe verwandten Pflanzen. So werden die mit anliegenden Feilhaaren (vergl. weiter unten) versehenen Blätter von Erysimum crepidifolium und anderer verwandter Formen, deren Geschmack intensiv bitter ist, auch im zerdrückten Zustande von den omnivoren Schnecken nur ungern und langsam gefressen, immerhin aber viel rascher, als gleichzeitig dargebotene intakte Blätter derselben Pflanze. Eine andere bemerkenswerte Ausnahme liefern uns Arten der Gattung Bupleurum. Während B. rotundifolium bloß chemisch gegen Schnecken geschützt ist und nach Auslaugung mit Alkohol von diesen Tieren gerne gefressen wird — die Blätter werden auch im zerquetschten Zustand nur ungern gefressen — kommt bei B. falcatum zu den chemischen Schutzmitteln noch ein Kieselpanzer hinzu, der die Tiere auch von den ausgezogenen Blättern abhält. Weitere ähnliche Fälle werden weiter unten in dem Abschnitt „Häufung von Schutzmitteln“ zur Sprache kommen.

In dem vorher erörterten, allerdings nicht ganz durchgreifenden Gegensatz zwischen mechanischem und chemischem Schutz liegt meines Erachtens auch ein Beweis dafür, daß viele chemische und mechanische Schutzmittel zum guten Teil wenigstens ein Züchtungsprodukt der die Pflanzen umgebenden Schneckenwelt darstellen, ich sage zum guten Teil, denn eine Mitwirkung anderer omnivorer Tierarten ist nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern im Gegenteil in hohem Grade wahrscheinlich.

Versuche mit Heuschrecken.

Weitgehende Übereinstimmung mit den Schnecken zeigen in ihrem Verhalten gegenüber den chemisch und mechanisch geschützten Pflanzen einige Heuschrecken. Die folgenden Fütterungsversuche sind im Monat September und zwar mit zwei damals auf Rasenplätzen außerordentlich häufigen, nicht näher bestimmten Stenobothrusarten ausgeführt worden. Ich verzichte auf die ins einzelne gehende Schilderung der Versuche und zähle bloß die verwendeten Pflanzen auf. Diejenigen Arten, deren Blätter gerne gefressen wurden, sind mit einem Kreuz † versehen, die welche unberührt blieben, mit einer Null 0. Die Pflanzen ohne Zeichen waren nur in der Not schwach angebissen worden.

Aspidium filix mas 0, Polypodium vulgare 0, Scolopendrium officinarum, Lolium perenne †,

Brachypodium pinnatum †, Avena elatior †, Hordeum murinum †, Bambusa aurea †, Euphorbia peplus, Thlaspi arvense 0, Viola odorata 0, Polygala amara 0, P. vulgaris 0, Cerastium arvense 0, Trifolium pratense, Tr. repens, Medicago sativa, M. lupulina 0, Anthyllis vulneraria †, Rosa canina 0, Fragaria vesca 0, Potentilla reptans 0, Daucus carota †, Sedum maximum, S. acre 0, Sempervivum tectorum 0, Campanula persicifolia †, C. trachelium †, Cucumis sativa †, Anagallis phoenicea 0, Plantago lanceolata, Pl. media, Gentiana pneumonanthe, Mentha aquatica 0, Lycopus europaeus, Glechoma hederaceum, Scutellaria galericulata, Salvia pratensis, Galeopsis tetrahit 0, Stachys palustris 0, Symphytum officinale †, Anchusa arvensis †, Pulmonaria officinalis †, Cirsium oleraceum †, Senecio vulgaris 0, Achillaea millefolium, Scorzonera hispanica, Taraxacum officinale, Picris hieracioides, Sonchus laevis †, Crepis virens 0, Cichorium endivia 0.

Unter den zweiundfünfzig Pflanzen, auf welche die Versuche sich erstreckt haben, sind fünfzehn stark von den Heuschrecken beschädigt worden. Darunter befinden sich bloß zwei (Sonchus laevis und Anthyllis vulneraria), die glatte oder weiche Blätter haben; alle anderen tragen entweder Borsten oder sind mit stark verkieselter Oberhaut versehen. Mechanische Vertheidigungsmittel sind gegenüber den mit kräftigen Freßwerkzeugen versehenen Heuschrecken in viel geringerem Grade wirksam als gegen Schnecken; werden ja von ihnen selbst die äußerst harten Blätter der Bambusa aurea verzehrt. Von den stark mechanisch geschützten Arten blieben bloß zwei, die bittere Picris hieracioides und die aromatische Galeopsis tetrahit verschont. Die Abneigung der Tiere gegen diese Pflanzen ist sicher auf die hier vorhandenen chemischen Schutzmittel zurückzuführen. Die große Anzahl glatter, aber chemisch geschützter Pflanzen, die unberührt blieben oder nur schwach zernagt wurden, giebt Zeugnis von der Abneigung der genannten Heuschrecken gegen die verschiedenartigsten Schutzexkrete.

Einem jeden, der die Berichte von Reisenden über das in pflanzenarmen Gegenden beobachtete Verhalten der Wiederkäuer,

zahmer wie wilder, gegenüber bewehrten und unbewehrten Pflanzen gelesen oder selbst dergleichen zu beobachten Gelegenheit gehabt hat, wird die große Ähnlichkeit zwischen dem Verhalten jener Tiere und dem hier geschilderten Gebahren der Schnecken aufgefallen sein. Meist sieht man Schafe und Ziegen an Dornbüschen herumstreichen, wo sie mit knapper Mühe und Not hie und da ein Blättlein erwischen. Alle saftigen, leicht zugänglichen Pflanzen bleiben unberührt; die unbewehrten, den Tieren der Beschaffenheit der Säfte nach zusagenden Pflanzen sind meist unscheinbar und häufig dem Boden dicht angeschmiegt, so daß sie den Blicken der Tiere leicht entgehen.

Wachsen nebeneinander zwei nahe verwandte, in gleicher Weise auffallende Pflanzen, von denen die eine bewehrt, die andere unbewehrt ist, so kann man fast sicher sein, daß die erstere mehr unter den Angriffen der Tiere zu leiden hat. Den mit spitzen, stechenden Blättern versehenen Juniperus oxycedrus sah ich in Algerien zu dichten kugelrunden Büschen durch Schafe und Ziegen geschoren, während der an denselben Standorten verbreitete, flatterig wachsende, durchaus unbewehrte Juniperus phoenicea verschont bleibt. In Europa kann man dieselben Beobachtungen wiederholen, dort wo Juniperus communis und Juniperus sabina nebeneinander vorkommen. Auch in anderer Beziehung tritt zwischen den omnivoren Schnecken und den Wiederkäuern und Nagern die Ähnlichkeit im Verhalten in sehr auffallender Weise hervor. Sowohl im Frühjahr (vgl. weiter oben S. 23), nach dem ersten warmen Regen, als auch im Sommer, wenn nach langer Trockenheit ein anhaltender Regen die Gehäuseschnecken aus ihren Verstecken hervorlockt, sieht man die Mehrzahl der namentlich massenhaft vorkommenden mittelgroßen und kleineren Formen damit beschäftigt, allerlei abgestorbene oder eben im Absterben begriffene, welke Pflanzenteile zu verzehren, wobei sowohl mechanisch als chemisch geschützte Gewächse, deren Schutzwaffen ihre Wirksamkeit teilweise oder vollständig eingebüßt haben, benagt werden. Ganz ähnlich wie die Schnecken verhalten sich die Viehheerden in Wüsten und Steppen. Zahlreiche Pflanzen, welche im frischen Zustande den Tieren ungenießbar waren, werden nach ihrem Absterben, wo sie die den Tieren unangenehmen Stoffe verloren haben, in Ermangelung einer besseren Nahrung gefressen [1]).

1) Vgl. Otto Kuntze, l. c. p. 48.

Wirkungsweise der Feilhaare und rauher Oberflächen überhaupt.

Nachdem wir die Bedeutung der Borstenhaare gegen Schneckenfraß kennen gelernt haben, tritt an uns die Frage heran, auf welchen Strukturverhältnissen der Borstenhaare die Wirkung beruht. Ohne weiteres klar ist die Wirkungsweise der starren Spitzen von Borsten, wie wir sie namentlich bei den Asperifolieen, aber auch bei verschiedenen anderen Familien antreffen. Diese leicht in die Haut sich einbohrenden Borsten sind vortreffliche Schutzwaffen nicht nur gegen Schnecken und andere kleinere Tiere, sondern auch gegen Wiederkäuer. Die Echiumarten und viele andere Asperifolieen, namentlich aber Borrago officinalis, welche Pflanze im Mittelmeergebiet oft in ungeheuren Mengen auf Äckern auftritt, bleibt trotz ihres milden Geschmacks von den dortigen sonst nicht verwöhnten Tieren verschont. Dieselbe Rolle spielen in mehr oder weniger ausgeprägter Weise sämtliche spitzen Haare, seien sie nun ein- oder vielzellig, verzweigt oder unverzweigt. Auf eine eingehendere Besprechung der Einzelfälle verzichtend, will ich nur auf eine noch unerklärte Struktureigentümlichkeit zahlreicher Borstenhaare aufmerksam machen, nämlich auf die Höcker, die bei sonst verschieden gestalteten Haaren vorkommen, und deren Entwickelungsgeschichte neuerdings von Heinrich Schenk [1]) verfolgt worden ist. Solche Höcker finden sich sowohl bei äußeren, als auch bei sogenannten inneren Haaren (Nymphaea, Nuphar), und zwar bei äußeren Haaren sowohl bei mehr oder weniger abstehenden Borsten (Asperifolieen, viele Compositen, Dipsaceen, Campanulaceen, Umbelliferen u. s. w.), als bei anliegenden Haaren (viele Cruciferen, Deutzia scabra).

Eine Eigenschaft ist diesen Haaren gemeinsam, nämlich die durch die nach außen vorspringenden Knötchen bedingte Rauheit, und dadurch wird bei vielen Pflanzen die Rauheit von Blättern und Stengeln bedingt (z. B. viele Cruciferen). Streift man wiederholt einen mit solchen Haaren versehenen Pflanzenteil über einen Fingernagel, so kann man nachher mit Hülfe der Lupe oder auch schon mit bloßem Auge feine parallele Ritzen wahrnehmen. Die Ritzung der Nagelfläche wird sowohl durch verkieselte als verkalkte Haare

1) Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen. Bonn 1884.

bewerkstelligt. Auch bei Pflanzen, deren Borsten von der Oberfläche der Organe abstehen, tritt die Ritzung der Fingernägel ein, da sich diese Haare bei etwas stärkerem Druck umbiegen und dann in derselben Weise wirken wie die anliegenden Haare. Diese Gebilde sind also in ihrer Wirkung einer Feile zu vergleichen, und ich möchte deshalb auch vorschlagen, sie als Feilhaare zu bezeichnen.

Wie hat man sich nun die Wirkungsweise der Feilhaare vorzustellen? Ohne weiteres klar ist die schon berührte Wirkungsweise der stechenden, glatten, höckerlosen Spitze, namentlich bei gerade abstehenden Feilhaaren. In Bezug auf die harten Oberflächenknötchen liegt die Annahme nahe, daß sie das Festsitzen der mit ihrer scharfen Spitze in die Weichteile der Tiere eingedrungenen Haare bewerkstelligen, in ähnlicher, nur unvollkommenerer Weise, als dies der Fall ist für die mit Widerhäkchen versehenen Angelborsten der Opuntien[1]).

Speziell als Schutzmittel gegen Schnecken müssen die Feilhaare von großer Wirkung sein. Denke man sich, ein solches Tier mache den Versuch, einen Pflanzenteil anzufressen, der mit anliegenden zwei- oder mehrstrahligen Feilhaaren versehen ist, wie sie bei vielen Cruciferen und Deutzia scabra vorkommen. Bei jedem Freßversuch werden die starren, stechenden Spitzen der Haare seine Weichteile verwunden und sich zwischen die Zähnchen der Radula einhaken. Hier werden nun die zahlreichen starren Höcker des Feilhaares entweder das Festsitzen des eingehakten Haares verursachen oder, wenn dies nicht eintritt, beim Durchstreifen der Feile zwischen den Zähnchen, auf diese wie eine Feile einwirken, deren Abnutzung beschleunigen oder gar die Dissociation der Zähnchenreihen bewerkstelligen.

Es ist mir nicht gelungen festzustellen, welche dieser Möglichkeiten thatsächlich eintritt. Sicher ist aber, daß die Schnecken sich nur ungern und in Ermangelung eines besseren an derartig geschützte Pflanzen heranmachen, da ihnen die Angriffe durch die merkwürdige Organisation der Feilhaare ganz bedeutend erschwert werden. Die Vermutung, daß die Feilhaare der Züchtung der Schnecken ihre Ausbildung verdanken, hat, obwohl sie der Natur der Sache nach nicht direkt bewiesen werden kann, vieles für sich.

Die inneren Haare der Nymphaeaceen werden gewöhnlich als mechanische Elemente aufgefaßt, welche die Rolle der Aussteifung

---

1) Vgl. KERNER, Pflanzenleben Bd. I, S. 408.

der dünnen Lufthöhlenscheidewände übernehmen, und zwar aus dem Grunde, weil häufig einige der Arme der Haare sich flach über diese Wände ausbreiten. Die meisten der Arme ragen jedoch frei in die Intercellularräume hinein, so daß ihr Verhalten durchaus abweichend ist von den wohl mit Recht als Aussteifungsapparate angesehenen Idioblasten der Aroideen. Könnten diese inneren Haare der Seerosen, in deren körnigen Auftreibungen, wie bekannt, Kalkoxalatkrystalle eingeschlossen sind, nicht wie die äußeren Feilhaare Schutzmittel gegen Tierfraß sein? Durch sie wird jedenfalls das Zerstörungswerk von Schnecken und anderen Tieren, welche in verletzte Blattstiele eingedrungen sind, bedeutend verlangsamt. Der Umstand, daß die sonst ähnlich gestalteten inneren Haare von Limnanthemum nymphaeoides glattwandig sind, kann nicht als Beweis gegen diese Auffassung gelten, da neben den äußeren Feilborsten auch zahlreiche glattwandige, starre Haare vorkommen, deren Schutzfunktion z. B. bei zahlreichen Compositen, völlig klar liegt.

Eine ähnliche Wirksamkeit, wie die anliegenden Feilhaare, muß in mehr oder weniger erheblichem Grade allen rauhen Oberflächen zukommen, und es werden von dem erörterten Gesichtspunkte aus manche Struktureigentümlichkeiten der Oberfläche von Pflanzenteilen, welche bisher rätselhaft erscheinen mußten, in Bezug auf den Nutzen, den sie den Pflanzen gewähren, verständlich erscheinen.

An der Bedeutung der rauhen Oberflächen der Schachtelhalme wird wohl niemand zweifeln. Ihre jetzt allerdings in Abnahme begriffene Verwendung zum Polieren verschiedener Gegenstände ist allgemein bekannt und läßt es als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß sie einen schädlichen Einfluß auf die Zähne der Tiere ausüben. Schon zu Haller's Zeiten standen die Schachtelhalme im Verdacht, den Rindern die Zähne wackelig zu machen [1]), und auch jetzt noch ist ihre Harmlosigkeit noch nicht allgemein anerkannt. Von den Schnecken haben die Equiseten jedenfalls nur wenig zu leiden, obschon sie denselben eine willkommene Speise bieten, sobald man sie ihnen zugänglich gemacht hat. Halbierte Stengel von Equisetum hiemale und E. telmateja werden bis auf den peripherischen Panzer, welcher den Tieren die Angriffe erschwert oder bei härteren Formen unmöglich macht, rasch ausgehöhlt. Die des Kieselpanzers entbehrenden, rasch vergäng-

1) citiert in Duval-Jouve, Histoire naturelle des Equisetum. Paris 1864.

lichen, zarten, fruktifizierenden Triebe von E. arvense sieht man in kurzer Zeit selbst von den zarteren Helixarten bewältigt.

Bei Campanula persicifolia und verschiedenen anderen Campanulaarten finden sich eigentümliche Gebilde, die von HEINRICHER [1]) als reduzierte Trichome von rätselhafter Bedeutung angesehen werden. Es finden sich nämlich in der Mitte der Außenwand der Epidermiszellen der Blätter wie auch der Stengel nach außen wie auch nach innen vorspringende Pfropfen, die nichts anderes als stark verdickte und verkieselte Zellmembranstücke vorstellen, welche die äußerst rauhe Oberfläche dieser Pflanzen bedingen. Man kann diese Höcker am besten mit einem den Epidermiszellen aufgesetzten Zahn vergleichen.

Wenn man diese Gebilde im Vergleich zu den langen Haaren anderer Glockenblumen — die ja selbst bei einer Form von C. persicifolia vorhanden sind — als reduzierte Gebilde ansieht, so mag das von einem gewissen Standpunkte aus gerechtfertigt sein, da sie möglicherweise von gewöhnlichen Borstenhaaren abzuleiten sind; daß sie aber trotz ihrer geringen Auffälligkeit vortreffliche Schutzwaffen gegen Schneckenfraß darstellen und selbst einen ergiebigeren Schutz gewähren als manche lange Borstenhaare, das zeigen folgende Versuche.

Die mit langen abstehenden Feilborsten versehene Campanula medium wurde zusammen mit der kurz bezahnten C. persicifolia an verschiedene Schneckenarten verfüttert. Die ausgehungerten Tiere (Helix pomatia, arbustorum, hortensis, Arion empiricorum, Limax agrestis) fraßen in relativ kurzer Zeit die Blätter oder Blattfragmente der borstigen C. medium auf, während die Blätter von Campanula persicifolia nur hie und da durchlöchert waren und am Rand meist unversehrt blieben. Die große Nacktschnecke (Arion), welche wie früher hervorgehoben worden ist, von relativ geringer Empfindlichkeit gegenüber verschiedenartigen Schutzmitteln ist, hatte die Blätter der behaarten Glockenblume ganz aufgefressen, die rauhen Blätter der C. persicifolia dagegen gänzlich verschont.

Bei den Laubmoosen sind rauhe Flächen nicht selten. Die Blätter vieler Arten tragen Warzen und spitze Höckerchen und selbst der Kapselstiel mancher Formen ist von rauher Oberflächen-

1) Ein reduziertes Organ bei Campanula persicifolia. Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft 1885.

beschaffenheit. HABERLANDT[1]), welcher den zahlreichen kleinen Wärzchen, die an dem Kapselstiel der Buxbaumiaarten vorkommen, seine Aufmerksamkeit gewidmet hat, bezeichnet die hier vorkommende Konstruktion vom Standpunkte des mechanischen Prinzipes als irrationell, unverständlich, worin man ihm beistimmen kann, da ja bis jetzt zum mechanischen System bloß die Einrichtungen gezählt werden, durch welche Biegungsfestigkeit, Zugfestigkeit u. s. w. erreicht werden, und durch welche die Pflanze befähigt ist, den von der anorganischen Natur an sie gestellten Ansprüchen und den von ihr drohenden Gefahren gerecht zu werden. Anders liegt aber die Sache, wenn man die bisher von den Gewebephysiologen noch sehr vernachlässigten mechanischen Einrichtungen zum Schutz gegen Tierfraß ebenfalls zu dem mechanischen System rechnet. Von diesem Standpunkte aus werden mancherlei Einrichtungen, welche bis jetzt rätselhaft waren, wie das angedeutete Beispiel, ferner die Wärzchen der Blätter vieler Moose, die schon besprochenen Unebenheiten der Schachtelhalmstengel, die warzenförmigen Gebilde gewisser Glockenblumen, die inneren Haare der Nymphaeaceen und dergleichen mehr in einem ganz anderen Licht erscheinen als bisher.

Die Wirkung sämtlicher bisher betrachteter mechanischer Schutzmittel beruht in letzter Instanz auf der Härte von Zellwänden. Schon solche Zellhäute, die mit Ausnahme der Cuticula und der cuticularisierten Schichten aus reiner Cellulose bestehen, können, wenn sie eine beträchtliche Dicke erreichen, den Angriffen der Schnecken einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzen; ganz besonders häufig finden wir aber in den mechanischen Schutzorganen die Zellhäute mit Einlagerungen von kohlensaurem Kalk oder Kieselsäure versehen. Die naheliegende Ansicht, daß Verkalkung und Verkieselung auch als Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß wirksam sein müssen, ist schon wiederholt ausgesprochen worden, doch hat man meines Wissens noch kaum den Versuch gemacht, diese Ansicht durch Experimente zu beweisen.

2. Nutzen der Verkalkung von Zellhäuten.

In den Feilhaaren vieler Cruciferen findet sich kohlensaurer Kalk eingelagert, der nach dem Glühen der Haare bei den

1) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose in PRINGSHEIMS' Jahrbüchern Bd. XVII, 1886, S. 367.

Feilborsten die Umrisse der Höcker beibehält [1]). Wird das Kalksalz durch Essigsäure entfernt, so bleibt eine weiche Zellhaut zurück, das ganze Organ fühlt sich nicht mehr rauh, sondern weich an.

Von Erysimum cheiranthoides wurden mit Alkohol behandelte Blätter nicht stärker von Limax agrestis benagt als die durch ihren anhaltend bitteren Geschmack ausgezeichneten frischen Teile; erst nachdem das Calciumcarbonat durch Essigsäure entfernt worden war, konnten sich die Tiere der Blätter bemeistern.

Dasselbe Ergebnis zeigten analoge Versuche mit Pastinaca sativa und Torilis anthriscus, welche an Helix hortensis, pomatia und Arion empiricorum verfüttert wurden. Erst nach vorheriger Entfernung der Kalkeinlagerung vermittelst Essigsäure wurden die borstigen Blätter rasch verzehrt.

Hier ist also der Nutzen der Kalkeinlagerung ganz hervorragend und es liegt die Annahme sehr nahe, daß dies auch der Fall sein wird bei zahlreichen Algen, deren Härte auf Kalkeinlagerung in die Substanz der Zellhäute beruht: Arten der Gattungen Scinaia, Halimeda, Acetabularia [2]) und Verwandte, Corallineen u. s. w. Mit diesen Pflanzen habe ich bis jetzt noch keine Versuche ausführen können; daß aber schon einfache Auflagerung von Kalkkrusten von Bedeutung sein kann, geht aus einigen an Chara fragilis gemachten Beobachtungen hervor.

So lange in den Behältern, in welche die Charen gezogen werden, die Schnecken (Lymnaeus, Planorbis u. s. w,) noch hinreichend andere Nahrung, wie kleine Algen, abgestorbene Teile von anderen Wasserpflanzen finden, so verschonen selbst die großen Exemplare die harten Charen vollständig. Erst durch die Not getrieben machen sich die Tiere an dieselben heran, wobei es aber nur den größeren Exemplaren gelingt, die Charen zu beschädigen.

Durch Alkoholbehandlung wird nichts wesentliches an der Sache geändert; erst nachdem der kohlensaure Kalk durch Säuren entfernt worden ist, sind nunmehr auch die jüngeren Wasserschnecken befähigt, die weich gewordenen Charen aufzufressen.

---

1) Schenk, l. c. S. 27.

2) Vgl. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII u. Cramer, Über die verticillierten Siphoneen, Zürich 1887.

3. Nutzen der Verkieselung von Zellhäuten.

Die Verkieselung, welche z. B. bei vielen Gräsern des tropischen Afrika's so stark ist, daß die Blätter für unsere Haustiere ganz ungenießbar werden und selbst noch in Japan [1]) ein hauptsächliches Hindernis der Viehzucht bildet, ist in unseren Gegenden nur bei wenigen Grasarten (z. B. Phragmites, Nardus stricta) und zahlreichen Cyperaceen so stark, daß dadurch die betreffenden Pflanzen für Nager und Wiederkäuer ungenießbar werden. Die Bedeutung, welche den scharfen, schneidenden Blatträndern bei den Cyperaceen zukommt, ist hinreichend gewürdigt [2]), und auch auf die mannigfaltigen gröberen mechanischen Schutzeinrichtungen, welche bei Gräsern vorkommen, soll hier nicht näher eingegangen werden. Wie im Folgenden für einzelne Fälle gezeigt werden soll, wird der Schutz hier in der Mehrzahl der Fälle bedingt durch die Härte der verkieselten Häute der Oberhautzellen. Zwischen den letzteren ist in vielen Fällen eine Arbeitsteilung eingetreten. Neben den relativ schwach verkieselten, langen Epidermiszellen finden sich nämlich bei manchen Gräsern die schon lange bekannten kleinen Zellen, welche man, im Gegensatz zu den langgestreckten Oberhautzellen, mit denen sie bei manchen Formen ganz regelmäßig abwechseln, als Zwergzellen bezeichnet hat, über deren Funktion aber nichts sicheres bekannt ist.

Nach Güntz [3]) sind die dicken Membranen dieser Zwergzellen oft stark verkieselt, ein Umstand der uns über ihre Bedeutung kaum im Zweifel läßt.

Gräser von auffallender Härte sind bei uns selten und unsere guten Futtergräser, bei denen die Verkieselung relativ gering ist, werden denn auch gewöhnlich zu den gänzlich schutzlosen Pflanzen gezählt. Sie sind dies jedoch keineswegs, namentlich gegenüber den Schnecken, und es läßt sich zeigen, daß sie ohne die Verkieselung gar nicht existenzfähig wären, da sie wegen ihrer süßen, den Schnecken ganz besonders zusagenden Säfte, von diesen und wahrscheinlich vielen anderen omnivoren Tieren ohne weiteres vertilgt würden.

---

1) Nach einer gefälligen Mitteilung des Herrn Dr. Liebscher in Jena.

2) z. B. Kerner, Pflanzenleben.

3) Güntz, Max, Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrem Verhältnis zu Standort und Klima. Leipzig, 1886.

Wie im vorhergehenden Abschnitt gezeigt worden ist, gelingt es leicht, den Nachweis zu führen, welche hervorragende Bedeutung dem in den Zellmembranen eingelagerten und deren Härte bedingenden kohlensauren Kalk zukommt. Nicht ebenso einfach läßt sich der Nutzen der viel verbreiteten Kieselsäureeinlagerungen darthun. Man könnte ja allerdings die Kieselsäure durch Behandlung der Pflanzenteile mit Flußsäure entfernen und mit derartig behandelten Objekten und lebenden Teilen vergleichende Fütterungsversuche anstellen. Da aber mit der Entfernung der Kieselsäure zahlreiche andere Veränderungen der Objekte verbunden sind, so würden solche Versuche nur höchst unsichere Resultate zu Tage fördern. Bessere Ergebnisse lassen sich erzielen, wenn man von sonst kieselsäurereichen Pflanzen auf dem Wege der Wasserkultur, wie dies SACHS[1]) gethan hat, kieselsäurearme Exemplare heranzieht und mit kieselreichen Exemplaren zusammen den Versuchstieren vorlegt. Der Nutzen der Verkieselung gegen Tierfraß läßt sich übrigens schon, ohne Heranziehung von kieselarmen Pflanzen, für die Gräser und Cyperaceen beweisen.

Versuche.

Blätter und beblätterte Halme von Zea maïs, Baldingera arundinacea, Holcus mollis, Dactylis glomerata, Poa annua, Glyceria spectabilis, Triticum compositum wurden mit Ausschluß jeder anderen Nahrung an zahlreiche Exemplare von Helix hortensis und H. pomatia verfüttert. Die schwächere Gartenschnecke ließ mit Ausnahme von Maïs sämmtliche Blätter, auch die weichen von Poa annua entweder unberührt oder es waren doch nur schwache Spuren von Fraß zu bemerken. An dem Blatt des Welschkorns hatten die Tiere, von der Oberseite ausgehend, das Mesophyll, welches in langen Streifen zwischen den Nerven angeordnet ist, ganz allmählich zerfressen. Die resistentere Oberhaut der Blattunterseite war fast unversehrt geblieben.

In ähnlicher Weise wie die Gartenschnecke die Maïsblätter, hatte die robustere Weinbergschnecke auch noch die Blätter einiger anderen Grasarten beschädigt. Die Zerstörung war aber, in anbetracht der großen Mengen von Pflanzensubstanz, welche diese Tiere sonst zu fressen vermögen, nur sehr gering und bedeutend

1) Ergebnisse einiger neueren Untersuchungen über die in Pflanzen enthaltene Kieselsäure. Flora 1862.

verlangsamt durch die Härte der Gewebe. Außer den verkieselten Wandungen der Oberhautzellen kommen hier auch die derbwandigen Elemente der Blattnerven in Betracht, welche ganz unangetastet bleiben. Limax agrestis, welche wie bekannt in nassen Jahrgängen, welche die Vermehrung dieser Art in hohem Grad begünstigen, manchmal ungeheuren Schaden in den Getreidesaaten verursacht, ist dazu durch die spitzeren Zähnchen ihrer Radula befähigt. In gleichzeitig angesetzten vergleichenden Versuchen mit ihr und H. pomatia hatten hungrige Exemplare der Weinbergschnecken es kaum dazu gebracht, einige Löcher in die Grasblätter zu beißen, als die behende Ackerschnecke schon lange Streifen verzehrt hatte. Aber auch bei dieser Art gebietet der mechanische Schutz einer zu raschen Zerstörung Einhalt. Der sonst so sehr gefräßige Arion empiricorum, dessen Radula ähnlich wie bei Helix aus stumpferen Zähnchen zusammengesetzt ist, vermag den Gräsern nur geringen Schaden zuzufügen.

Ganz andere Resultate erhält man aber mit allen diesen Tieren, wenn man ihnen die zarten, basalen, noch in Wachstum begriffenen, unverkieselten Teile der Blätter und Internodien vorlegt, nachdem man von denselben die sie beschützenden, bereits ausgewachsenen und verkieselten Scheiden entfernt hat. Sowohl von den verschiedensten Gräsern, als auch von Scirpus, Carex, Equisetum wurden die noch weichen Teile begierig verzehrt und erst die in den ausgewachsenen Teilen eingetretene Verkieselung [1]) gebot der Zerstörung seitens der Tiere einen Halt.

Die Bedeutung fester Scheiden als Stützapparate für den intercalaren Aufbau der Halme von Gramineen und Cyperaceen, welche von Seite der Gewebephysiologen (HABERLANDT l. c., wo auch die Litteratur) hinreichend gewürdigt worden ist, muß auch vom Gesichtspunkt des Schutzes gegen Tierfraß aus sehr hoch angeschlagen werden. Die noch zarten Stengel und Blätterteile sind durch die sie umgebenden verkieselten Scheiden gegen Tier- spez. Schneckenfraß geschützt und treten aus diesen erst hervor, nachdem sie schon durch Verkieselung ihrer Oberhaut hart geworden sind und den Angriffen der Tiere zu widerstehen vermögen.

Wie verhält es sich aber, wird man nun fragen, bei denjenigen Pflanzen, welche ebenfalls mechanisch geschützt sind und bei welchen

---

1) MILIARAKIS, Die Verkieselung lebender Elementarorgane bei den Pflanzen, Diss., Würzburg 1884, hier auch weitere Literaturcitate.

nicht wie bei den Gräsern und Cyperaceen das ausgeprägte basale Wachstum vorkommt, sondern die jungen noch im Wachstum begriffenen Teile — Stengel und Blätter — ohne weiteres offen daliegen. Eine auch nur einigermaßen vollständige Beantwortung dieser Frage, welche umfassende Vorstudien erfordern würde, kann hier nicht gegeben werden; es sollen nur einige der in Betracht kommenden Punkte hervorgehoben werden.

Bei Pflanzen mit Borstenüberzug werden die Haare wie bekannt, sehr frühzeitig ausgebildet und stehen an jungen noch nicht ausgewachsenen Pflanzenteilen sehr dicht gedrängt. Sie bilden, wie MOHL[1]) gezeigt hat, die Zentren, von denen die Verkieselung ausgeht. Bei manchen Pflanzen ist die Verkieselung auf die Haare beschränkt, häufiger greift sie von den Haaren aus weiter um sich und es entstehen verkieselte Scheiben, die bald von einander isoliert bleiben oder aber auch zu einem geschlossenen Panzer zusammenschließen können. Bei allen diesen Pflanzen, wo die Verkieselung anfangs nur partiell ist und es oft auch zeitlebens bleibt, ist der Zutritt zu den nicht verkieselten Teilen durch die unebene Beschaffenheit der Oberfläche in hohem Grade erschwert. Die verkieselten Membranstellen, Höcker, Haare ragen über die zarteren Teile der Oberfläche hervor und bilden eine schützende Hülle, die gerade in den noch im Wachstum begriffenen Teilen, wo die Verkieselungszentren einander noch näher gerückt sind, besonders dicht ist.

Wenn auch die vorher beschriebenen Versuche mit Gräsern kaum einen Zweifel an der Wichtigkeit der Verkieselung aufkommen lassen, so war es doch erwünscht, die Beweisführung zu vervollständigen durch Fütterungsversuche mit zu diesem Zweck kieselarm erzogenen Pflanzen.

Bevor ich zur Mitteilung der eigenen Versuche schreite, ist es hier der Platz auf einige Experimente anderer Forscher hinzuweisen, welche den Nutzen der Kieseleinlagerungen bereits beobachtet haben. Nach KNOP[2]) haben stärker verkieselte Pflanzen wenig unter Schmarotzerpilzen zu leiden, und die kieselsäurefreien Lithospermumpflanzen VON HOEHNEL's[3]) waren den An-

---

1) Über das Kieselskelett lebender Pflanzenteile. Bot. Zeitung 1861, S. 226.

2) Kreislauf des Stoffes I, S, 221 zitiert nach v. HOEHNEL.

3) Beiträge zur Kenntnis der Bedeutung der Kieselsäure für die Pflanze in F. HABERLANDT's Wissensch. prakt. Unters. auf d. Gebiet des Pflanzenbaues, Bd. II, Wien 1877.

griffen von Blattläusen stärker ausgesetzt als diejenigen, denen die Kieselsäure nicht entzogen worden war.

In meinen Versuchen zog ich Maïspflanzen in Wasserkulturen, zu denen die für die Entwickelung der Pflanzen notwendigen Salze verwendet worden waren. Den einen Pflanzen wurde jedesmal bei Erneuerung der Nährflüssigkeit etwas kieselsaures Natron gegeben, während die anderen keine Kieselsäure zugeführt erhielten. Beiderlei Pflanzen gediehen gut und unterschieden sich schon in den ersten Wochen durch die ganz beträchtliche Differenz in der Rauheit der Blätter. Strich man mit der Fingerrückenseite den Blattrand der kieselfrei resp. kieselarm erzogenen Pflanzen von oben nach unten, so war an den etwas schlaffen Blättern nur eine geringe Rauheit zu bemerken, während die Blattränder der verkieselten Blätter beinahe in die Haut einzuschneiden vermochten. Die einzelligen Zähnchen der Blattränder waren bei beiderlei Pflanzen gleich stark ausgebildet, ihre Membranen gleich dick; sie unterschieden sich nur durch ihre mechanischen Eigenschaften. Während die Zähnchen der kieselfrei gezogenen Blätter einer dem Blattrand entlang geführten Nadel durch Umbiegen auswichen, war bei den verkieselten Blättern schon ein gewisser Nachdruck notwendig, um die Zähne zu biegen. Auch die ganze Oberfläche der nicht verkieselten Blätter ist viel weicher und viel leichter verletzbar als bei den unter Zufuhr von kieselsaurem Natron herangewachsenen Exemplaren.

Wenn die vergleichende Untersuchung der Blätter den Erfolg vergleichender Fütterungsversuche schon mit Sicherheit voraussehen ließ, so übertraf doch der Erfolg noch die Erwartungen. Während Helix hortensis, wie wir gesehen haben, die Blätter der unter gewöhnlichen Umständen, bei Zufuhr von Kieselsäure, gewachsenen Maïspflanze nur ganz allmählich zu verzehren vermag, frißt sie in die nicht verkieselten Blätter in kurzer Zeit große Löcher. Ein höheres Interesse beansprucht die den Getreidearten oft so sehr verderbliche Ackernacktschnecke. Vier mittelgroße Exemplare dieser Art erhielten ein Fragment eines verkieselten Blattes und ein viermal so großes Stück eines kieselfreien resp. kieselarmen Blattes. Am folgenden Tag waren von dem langen, weichen, kieselarmen Blatt nur noch die Gefäßbündel übrig, während auch nach drei Tagen das verkieselte Fragment erst Spuren von Verletzung aufwies. Auch sehr kleine, junge Individuen dieser Schnecke, die erst vier bis fünf mm lang waren, bissen ohne Mühe Streifen aus den unverkieselten Blättern heraus. Jeder-

mann wird nach diesen Versuchen zugeben, daß die Verkieselung die conditio sine qua non für die Existenz der Gräser ist.

4. Schleime als Schutzmittel gegen Schneckenfraß.

Die Extraktion der Blätter mit Alkohol, welche so häufig mit Erfolg angewendet worden war, um zu entscheiden, ob eine Pflanze mechanisch oder chemisch geschützt ist, schien mich bei einigen zufällig herausgegriffenen Pflanzen im Stich zu lassen. Blätter z. B. von Tilia, Valerianella olitoria, welche sich weder durch Härte, noch Borstenbekleidung auszeichnen, waren in mehreren Versuchen von den Schnecken so gut wie verschont geblieben. In der Meinung, daß dies auf der Beschaffenheit der Säfte beruhe, wurden die Blätter abermals und zwar mit siedendem Alkohol extrahiert, aber ohne wesentlichen Erfolg; auch jetzt noch fraßen die Tiere nur in der Not die Blätter an, so daß mir nur noch die Annahme übrig blieb, daß ein in Alkohol nicht löslicher Bestandteil des Blattinneren die schützende Wirkung ausüben müsse. Es wurden nun die Versuche wiederholt, zunächst mit folgenden Pflanzen: Tilia ulmifolia, Valerianella olitoria, Althaea officinalis, die sämtlich viel Schleim enthalten. Vorgelegt wurden dieselben in frischem und ausgelaugtem Zustand folgenden Schnecken: Arion empiricorum, Limax agrestis, Helix pomatia, H. arbustorum, H. fruticum, H. hortensis. Eine Bevorzugung der extrahierten Blätter gegenüber den frischen war in vielen Fällen nicht zu beobachten, in anderen ziemlich gering, absolut nicht vergleichbar mit dem, was für die chemisch geschützten Pflanzen wiederholt festgestellt worden war. Es blieb also nur übrig anzunehmen, daß der bei den erwähnten Pflanzen massenhaft vorhandene Schleim die Schnecken vom Genuß abhält. Man könnte vielleicht die Einwendung machen, daß Althaea dank ihrer Haare verschont bleibt. Dieser Einwand wird jedoch entkräftet durch die Thatsache, daß auch die ausgelaugten, glatten schleimreichen Blumenblätter der Malven nur ungern verzehrt werden.

Bei Tilia könnte man, außer den weichen Haaren, an den schwer extrahierbaren Gerbstoff denken. Behaarung und Gerbstoffgehalt treten aber bei dieser Pflanze weit zurück gegen dem, was wir in dieser Beziehung bei der Haselnuß finden, deren Blätter doch selbst von der empfindlichen Helix hortensis angefressen werden.

Schleimreiche Wurzeln und Wurzelstöcke werden von den genannten Schnecken ebenfalls kaum berührt. Bei Symphytum

officinale, deren oberirdische Vegetationsorgane rauhe Borstenhaare führen, wird der Schutz der unterirdischen Teile durch den massenhaft angehäuften Schleim hergestellt. Am deutlichsten geht jedoch die Schutzwirkung des Schleims aus der Untersuchung der Cacteen hervor. Die Mehrzahl dieser Gewächse besitzt in den Stacheln und anderen Anhängseln Schutzwaffen, deren Wirkungsweise hinreichend bekannt ist. Bei vielen Formen aber sind die Stacheln keineswegs dicht nebeneinander inseriert, sondern lassen, wie bei vielen Opuntien, Cereusarten ziemlich große Zwischenräume übrig, durch welche kleinere Tiere, namentlich Schnecken sehr leicht eine Angriffsstelle finden können. Viele epiphyte Arten endlich sind stachelfrei oder doch nur mit sehr wenig Stacheln versehen. Da es in der Heimat dieser Pflanzen keineswegs an Schnecken fehlt, so war es mir, bevor ich mit der Wirkung der Schleime bekannt war, durchaus rätselhaft, durch welche Eigenschaften diese Pflanzen gegen diese gefräßigen Tiere gesichert sind. Zuerst dachte ich an Gerbstoff, der allerdings bei manchen Formen sich vorfindet — z. B. in den jungen, lebhaft roten Trieben von Cereus speciosissimus in den Nebenzellen der Schließzellen der Spaltöffnungen — aber in solch geringen Quantitäten, daß er nur geringen Schutz gewähren kann.

Ältere Triebe von Cacteen besitzen allerdings eine dicke, feste Cuticula, ein Schutz, der aber den jungen, noch in Längenwachstum begriffenen Sprossen abgeht.

Versuch.

Den schon mehrfach mit einander erwähnten sechs Schneckenarten wurden frische und ausgelaugte Stücke der von ihren Stacheln befreiten flachen Sprosse von Cereus phyllantoides vorgelegt. Von beiderlei Stücken fraßen die hungrigen Tiere nur wenig und äusserst langsam. Ähnlich verhielten sich die Tiere gegenüber geschälten Sprossen von Cereus flagelliformis, C. giganteus, Opuntia vulgaris.

Zur Gegenprobe wurden nun Versuche angestellt mit solchen Cacteen, welche keinen Schleim führen, wie Echinocereus Williamsii, Mammillaria prolifera, dafür aber durch einen ekelhaften Geschmack ausgezeichnet sind.

Wie ich erwartet hatte, fraßen Limax agrestis, Arion hortensis und Helix hortensis die ausgelaugten, nunmehr geschmacklosen Stücke, während die frischen Stücke kaum berührt wurden.

Wie Mammillaria prolifera verhalten sich auch andere Arten dieser Gattung. Nach de Bary (Anatomie S. 216) entbehren dieselben der den verwandten Gattungen zukommenden Schleimschläuche; bei manchen Arten treten dafür reich verzweigte Gänge auf, deren Saft in weissen Tropfen aus Wunden hervorquillt. Ich habe den anatomischen Verhältnissen nicht weiter nachgeforscht, aber, wie schon erwähnt, gefunden, dass alle darauf hin geprüften Mammillarien und auch andere Cacteen, welche nicht schleimig schmecken, sich durch ihren unangenehmen Geschmack auszeichnen. Schleim und die widerwärtig schmeckenden Stoffe unbekannter Art[1]) vertreten also einander bei vielen Cacteen: beide wirken als Schutz gegen Schnecken und wohl auch noch gegen andere Tiere. In anderen Fällen wieder (z. B. bei Echinocereus pentalophus) findet eine Häufung von Schutzmitteln statt; sie schmecken zugleich schleimig und unangenehm.

Die Bedeutung der Schleime wird von verschiedenen Autoren in deren wasserhaltenden Kraft gesucht, eine Annahme, die a priori manches für sich hat und mit der hier vertretenen Auffassung nicht unvereinbar ist. Bewiesen ist jedoch diese Annahme bis jetzt nicht und die vergleichende Untersuchung verschiedener succulenter Gewächse, die ähnlichen Bau haben und ähnlichen Vegetationsbedingungen angepasst sind und von denen die einen Schleim führen, die anderen schleimfrei sind, lässt die erwähnte Annahme einstweilen noch fraglich erscheinen. Jedenfalls ist die Rolle des Schleims als Regulator der Wasserabgabe sehr gering und kommt nur wenig in Betracht neben der Wirkung der Cuticula. Losgelöste Opuntienglieder bleiben, wie bekannt, monatelang lebendig und schrumpfen nur ganz allmählich ein. Tödung der Triebe (z. B. durch Schwefelkohlenstoffdämpfe) beschleunigt etwas das Eintrocknen, doch trocknen diese auch erst nach vielen Wochen ein. Entfernt man aber die Oberhaut bloss von einem Teil der Oberfläche, so genügen 2—3 Tage, um die Einschrumpfung herbeizuführen.

1) Vor kurzem hat Lewin (Über Anhalonium Lewinii in Archiv f. Experim. Pathologie und Pharmokologie von Naunyn und Schmiedeberg, Bd. XXIV, 1888) bei einer neuen Anhaloniumart ein heftig wirkendes Alcaloid entdeckt. Ebendaselbst eine Übersicht der Litteratur über einige giftige Arten der sonst vorwiegend mechanisch geschützten Cacteen.

Ich möchte daher, so lange nicht beweiskräftige Versuche über die angebliche Bedeutung der Schleime als Regulatoren der Wasserabgabe erbracht worden sind, deren Bedeutung — selbstverständlich abgesehen von ihrer Rolle im Stoffwechsel, wo sie in vielen Fällen zweifellos als Reservestoffe zu betrachten sind — hauptsächlich in dem Schutz gegen Tierfrass suchen. Die bei den Cacteen beobachteten Erscheinungen sprechen sehr für diese Ansicht.

5. Gallertbildungen.

Ein guter Teil der Algenformen, welche in unseren süssen Gewässern leben, zeichnet sich durch die schleimige Beschaffenheit ihrer Oberfläche aus. Klebs[1]), dem wir höchst interessante Aufschlüsse über Beschaffenheit und Eigenschaften dieser Überzüge verdanken, hebt mit Recht hervor, dass dieselben von den gewöhnlichen Pflanzenschleimen zu sondern sind. Die hauptsächlichste Eigenschaft der letzteren, die Aufquellung in Wasser fehlt nämlich meistens dem Bestandteil der Algen, der im Wasser unverändert bleibt und deshalb mit Recht durch Klebs von den Schleimen unterschieden und als Gallerte bezeichnet worden ist.

Für die Desmidiaceen hat Klebs[2]) nachgewiesen, welchen Anteil gewisse Gallertausscheidungen an den merkwürdigen Bewegungen dieser Organismen haben. Hier soll auf ihre Bedeutung als Schutzorgane gegen Tierfrass hingewiesen werden.

Die mit einer starken Gallerthülle versehene Nitella syncarpa wird von Lymnaeus stagnalis verschont, so lange noch andere zusagende Nahrung vorhanden ist. Aber auch bei Abschluss jeden anderen Futters brauchen selbst grosse Exemplare dieser Wasserschnecke viele Tage, um ein einige cm langes Stück dieser Alge zu vernichten. Ähnliche Resultate ergaben Versuche mit dem gallertigen Thallus von Chaetophora elegans, den schlüpferigen Rasen von Batrachospermum moniliferum und den braunen Gallertkugeln von Rivularia (Gloiotricha) Brauniana.

Nostoc commune, sowie auch die Gallertflechte Collema

---

1) Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten; Unters. aus dem Bot. Institut zu Tübingen, Bd. II, p. 334.

2) Über Schleimbildung und Bewegung der Desmidiaceen: Biologisches Centralblatt, IV, 1885.

granosum werden weder von Landschnecken noch von Wasserschnecken berührt und zwar auch dann nicht, nachdem sie längere Zeit in Alkohol gelegen haben.

Gallertüberzüge, welche die Angriffe von Tieren abwehren können, sind übrigens nicht auf die Algen beschränkt, sondern kommen auch bei Phanerogamen vor. So sind z. B. die kugeligen Winterknospen der Utricularien nach SCHENK (Biologie der Wassergewächse S. 90) mit einem dicken, durchsichtigen Schleim überzogen, der sie glatt und schlüpfrig macht. Versuche habe ich mit diesen Winterknospen nicht angestellt, da durch das Vorhandensein anderer mechanischer Schutzmittel — scharf zugespitzte Haare — die Deutung der Versuche erschwert würde.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen, zu welchen ich noch andere hinzufügen könnte, werden wir nicht fehl gehen in der Annahme, daß die bei so vielen Algen vorhandenen äußeren Gallerthüllen und vielleicht auch die bei Meeresalgen häufige schleimige Beschaffenheit der Gewebe, neben anderen Funktionen, welche hier unberücksichtigt bleiben können, die Bedeutung von Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß haben. Daß diese Verteidigungsmittel, wie alle anderen, nur relativen und nicht absoluten Schutz gewähren, ändert nichts an dieser Auffasssung. Ebenso wenig wird sie berührt durch das Vorkommen spezifischer Feinde, die wie bei einer Art von Patella[1]) fast ausschließlich in Hohlräumen der Rhizoiden der schleimreichen Laminaria digitata gefunden werden.

Eine Bestätigung der hier vertretenen Auffassung wäre gegeben, wenn es sich herausstellte, daß diejenigen Algen, welche der Gallertbildungen entbehren, dafür andere mechanische oder chemische Schutzmittel besitzen.

Sehr arm an Gallertbildungen (KLEBS, p. 393) sind manche Chlorosporeen, z. B. Conferva, Chroolepus, Cladophora, ferner die Mehrzahl der Oedogonien, Bulbochaete, Vaucheria. Bei Bulbochaete und manchen Oedogonien, bei Coleochaete, finden wir mechanische Schutzmittel in Gestalt der bekannten Borsten. Bei den Charen tritt an Stelle der fehlenden Gallertscheide die Kalkinkrustation. Bei Cladophora kann man an die ziemlich beträchtliche Stärke der Zellhäute und an die Kalkinkrustation denken, während man bei den zarten

1) Johnston, G., Einleitung in die Konchyliologie, herausgegeben von Bronn, Stuttgart 1853, S. 358.

Vaucherien das Vorkommen von chemischen Schutzmitteln vermuthen wird. Ohne Zweifel wird eine Durcharbeitung der Algen nach den hier angedeuteten Gesichtspunkten mancherlei interessante Ergebnisse zu Tage fördern.

Die Schutzfunktion von Gallerthüllen ist keineswegs auf das Pflanzenreich beschränkt, sondern wir finden sie auch im Tierreich sehr verbreitet. In vielen Fällen tritt hier die Bedeutung der Gallerthüllen so scharf hervor, daß sie schon längst erkannt worden ist. Ich erinnere hier bloß an die Gallertmassen, in welchen die Eier vieler Fische, Amphibien, Wasserschnecken u. s. w. eingehüllt sind und durch welche sie nicht nur gegen das Eintrocknen geschützt, sondern auch den Angriffen zahlreicher Feinde entzogen sind. Ich weiß nicht ob von Seite der Zoologen Versuche angestellt worden sind, welche den Nutzen der Gallertscheiden darthun. Ich erlaube mir daher die Ergebnisse einiger Versuche, welche ich mit Froscheiern (Rana temporaria) ausgeführt habe, mitzuteilen.

Ein kleiner Paradiesfisch (Macropoda), welcher die aus ihrer Gallerthülle herausgenommenen Eier begierig verzehrte, verschluckte allerdings auch die Eier, welche noch in der Gallerte staken, um sie aber sofort wieder auszuspucken. Derselbe Fisch, welcher den intakten Eiern nicht beizukommen vermochte und sich nur in Ermangelung eines Besseren daran machte, stellte später den jungen Froschlarven begierig nach und verzehrte in kurzer Frist alle, die in sein Bereich kamen.

Versuche mit Lymnaeus stagnalis. In einem Gefäß befanden sich sechs Froscheier mit und sechs Eier ohne Gallerthülle. Einige hineingesetzte Lymnaeusindividuen verzehrten sofort die nackten Eier. Die noch mit ihren Gallerthüllen versehenen Eier waren auch nach zwei Tagen noch fast unversehrt.

Wirkungsweise der Schleim- und Gallertbildungen.

Nachdem einmal die Schutzwirkung von Schleim- und Gallertbildungen erkannt worden ist, bleibt zu erörtern, in welcher Weise die Fernhaltung der Schnecken zu Stande kommt.

Haben stark ausgehungerte Tiere schließlich geringe Mengen einer schleimreichen Pflanze gefressen, so geben sie die aufgenommene Speise in Gestalt dicker, praller, wurstförmiger Faeces von sich. Verdauung des Schleimes scheint nicht oder nur in

geringem Maße stattzufinden. Ein Grund für die geringe Aufnahme ist aber die schwere Verdaulichkeit nicht, da ja andere Substanzen, wie Kartoffelstärke, die auch unverdaut durch den Darm gehen, in ganz bedeutenden Mengen gefressen werden.

Die direkte Beobachtung der Tiere zeigt folgendes.

Versuch.

Ein mehrere Internodien langes Stück von Nitella syncarpa wurde in ein Becherglas gebracht, in welchem sich einige hungrige Individuen von Lymnaeus stagnalis befanden. Hier konnte nun direct wahrgenommen werden, wie die Tiere vergebliche Versuche machten, die langen Internodialzellen anzubeißen. Die Radula glitt an der festen Gallerte, welche die Thalluszellen umgiebt, ab, ohne daß ihre Zähne einzubeißen vermochten. Auch mit einem scharfen Rasiermesser gelingt es nicht ohne Weiteres, die an einem Ende festgehaltenen Internodialzellen anzuschneiden. Die durch ihre Gallerthülle geschützte, elastische Zelle weicht von der scharfen Messerschneide zurück. Ganz in derselben Weise weicht die Pflanze den wiederholten Greifbewegungen der gefräßigen Tiere aus, denen es meist erst nach vielen vergeblichen Anstrengungen gelingt, die Internodialzellen anzubeißen und deren Leben dadurch zu vernichten. Meist fallen vorher die kürzeren und dünneren Blättchen den Schnecken zum Opfer. Kleinere Exemplare derselben Schneckenart vermögen der Nitella gar keinen Schaden beizufügen.

Auch bei Chaetophora elegans kann man beobachten, daß die Bemühungen der Tiere, den gallertartigen Thallus anzubeißen, meist vergeblich sind.

Für die in ihrem Innern Schleim führenden Pflanzen ist der Sachverhalt derselbe. Längere Zeit sah ich einer Limax agrestis zu, welche vergebliche Versuche machte, ein ausgelaugtes Blatt von Valerianella olitoria zu bemeistern. Nach etwa einer Viertelstunde hatte das sonst so rasch fressende Tier nur einige wenige Löcher in das schlaffe Blatt gerissen.

Im Gegensatze zu der auch chemisch geschützten Valerianella werden Querscheiben des schleimreichen Wurzelstocks von Symphytum von den ausgehungerten Tieren auch im frischen Zustande angegriffen. Auch hier zeigt die direkte Beobachtung der nagenden Mollusken, daß sie trotz aller Bemühungen nur wenig auszurichten vermögen. Die Zähne der Radula gleiten sehr leicht

von der schlüpfrigen Oberfläche ab und erst nach längerer Zeit treten die Spuren ihrer Thätigkeit deutlicher hervor.

Ähnlich verhalten sich die Tiere gegenüber den schleimreichen Sprossen von Cacteen z. B. Opuntia vulgaris. Sind die Tiere vorher mit zusagendem Futter versehen gewesen, und wird ihnen, nachdem sie mit Wasser übergossen worden sind — eine Prozedur, die ihren Heißhunger ganz besonders zu wecken vermag — ein von seiner Oberhaut befreites Opuntiaglied vorgelegt, so machen sie sich an die saftige Speise heran, entfernen sich aber meist nach einigen vergeblichen Bemühungen von der schwer anzubeißenden, schlüpfrigen Masse. Erst nach längerer Fastenzeit kehren sie zu der vorher verschmähten Opuntia zurück, um sie dann ganz allmählich aufzufressen. Noch viel größere Schwierigkeiten bereiten diese schleimreichen Pflanzen den mit weniger scharfen Radulazähnen versehenen Schneckenarten wie Helix hortensis und Arion hortensis.

6. Rhaphiden.

Am Anfang des vorhergehenden Abschnittes (s. 77) ist hervorgehoben worden, daß die Auslaugung von Pflanzenteilen mit Alkohol, welche so häufig mit Erfolg angewendet worden war, um zu entscheiden, ob eine Pflanze mechanisch oder chemisch geschützt ist, in einer Anzahl von Fällen zu versagen schien. Es war dies der Fall bei Pflanzen, welche durch einen großen Schleimgehalt ausgezeichnet sind. Analoge Zweifel entstehen bei der Untersuchung von Gewächsen, welche zwar Schleim führen, aber in so geringen Mengen, daß er kaum als Schutzmittel in Betracht kommen kann.

In einer Reihe von Versuchen waren z. B. Blätter von Arum maculatum, Narcissus poeticus, Leucojum vernum, Keimpflanzen von Impatiens noli tangere in frischem und ausgelaugtem Zustande vier Helixarten (H. hortensis, arbustorum, fruticum, pomatia) vorgelegt worden. Sämtliche Schnecken verhielten sich im wesentlichen gleich und ließen — der Versuch dauerte etwa vierundzwanzig Stunden — die ausgelaugten wie die frischen Pflanzen unberührt oder, wenn sie sich an die eine oder die andere heranmachten, so war eine Vorliebe für die ausgelaugten Blätter nicht zu bemerken. Weiter fortgesetzte Versuche ließen bald erkennen, daß die genannten Pflanzen dem Vorkommen von Rhaphiden ihre Immunität verdanken.

A r u m m a c u l a t u m. Wird ein Blatt dieser angeblich in allen Teilen sehr giftigen Pflanze einem hungrigen Kaninchen vorgelegt, so beißt das Tier in die ihm unbekannte, verlockend saftige Speise. Fast sofort läßt es aber wieder davon ab und macht allerlei vergebliche Anstrengungen, um sich des brennenden Mundinhaltes zu entledigen. Erst nach mehreren Minuten hören die Würgbewegungen des aufgeregten Tieres auf.

Auch Schnecken lassen, wie schon erwähnt, die A r u m blätter unangetastet; selbst nach mehrtägiger Fastenzeit liegen die Blätter noch unberührt. Einige Exemplare der Ackerschnecke (L i m a x a g r e s t i s) bekamen eine frische Knolle unserer Pflanze. Die Tiere bissen begierig die saftige Knolle an, schreckten aber sofort zurück und die längere Zeit fortgeführten heftigen Würgbewegungen ließen deutlich erkennen, daß die Speise den Tieren sehr schlecht bekommen war.

Auch auf unsere Organe ist die Wirkung dieser Pflanze überaus schmerzhaft. Bringt man ein kleines Fragment eines Blattes oder einer Knolle von A r u m auf die Zunge, so macht sich beim Kauen, und oft schon vorher, nach dem zuerst süßlichen oder mehligen Geschmack ein äußerst schmerzhaftes Brennen wahrnehmbar.

Der Umstand, daß der Schmerz streng auf die Berührungsstellen beschränkt bleibt und das stechende, brennende Gefühl, ließen sofort in mir die Vermutung aufkommen, daß die brennende Wirkung nicht etwa einem im Saft gelösten Gifte, sondern den äußerst zahlreichen feinen Rhaphiden zuzuschreiben sei und dies umsomehr, als ja die hautrötende Wirkung der Rhaphiden von S c i l l a m a r i t i m a und anderen Pflanzen schon lange festgestellt ist. Der brennende Geschmack unserer einheimischen A r a c e e n konnte selbstverständlich den Vätern der Botanik, welche ja sämtliche Pflanzen auf ihren Geschmack untersuchten, nicht entgangen sein. So sagt TABERNAEMONTANUS in seinem Kräuterbuch (Basel 1687, S. 1122) von der ähnlich wie A r u m schmeckenden C a l l a p a l u s t r i s „am Anfang, wo man sie kauet, scheinet sie ungeschmackt zu sein, aber bald darauf zwackt sie die Zungen, g l e i c h a l s s t e c h e m a n s i e m i t d e n a l l e r k l e i n s t e n D ö r n e r n.“

Nach einer vielverbreiteten Annahme soll die brennende Schärfe der Knollen unserer Pflanze beim Trocknen oder Kochen verschwinden. Ich kann diese Annahme nicht bestätigen. Die Schärfe

bleibt, wenn auch in gemindertem Grade, nach längerem Kochen erhalten. Ihre Abnahme beruht nicht etwa auf einer Zersetzung oder Auflösung eines scharfen Stoffes in der Kochflüssigkeit, sondern sie erklärt sich ganz einfach aus dem Befunde mikroskopischer Untersuchung der zerdrückten Knollenbestandteile. Die Rhaphiden treten nicht, wie aus den verletzten Geweben der frischen Pflanze massenhaft aus ihren Behältern hervor, sondern die meisten bleiben zu Bündeln vereinigt in den Zellen, in welchen sie entstanden sind, eingeschlossen nnd nur wenige verteilen sich in der Untersuchungsflüssigkeit. Außerdem mögen die verkleisterten Stärkekörner und die durch das Kochen bedingte Veränderung bezw. Auflösung des Schleimes, welcher das Austreten der Rhaphiden, aus den Zellen bedingt, dazu beitragen, die Stärke der Rhaphidenwirkung auf den Schleimhäuten des Mundes herabzusetzen. Immerhin entwickelt sich auch hier beim Zerreiben der Gewebestückchen auf der Zunge ein äußerst lästiges, anhaltendes Brennen und es sind jedenfalls die jetzt kaum mehr verwendeten Tubera Ari ein medizinisches Nahrungsmittel von höchst zweifelhaftem Wert.

Auch an den trockenen Knollen geht selbst bei alter Ware, die brennende Schärfe nicht verloren. Wenn sie auch hier bedeutend gemildert erscheint, so erklärt sich dies aus dem Umstande, daß auch hier die Rhaphiden weniger leicht und weniger rasch aus ihren Behältern austreten und sich infolgedessen nicht so massenhaft in das Zungen- oder Gaumenepithel einbohren.

An Knollen und Stengelteilen, welche längere Zeit mit kochendem absolutem Alkohol behandelt worden waren, ging die Schärfe ebenfalls nicht verloren, wie es der Fall sein müßte, wenn sie einem flüchtigen Stoff zu verdanken wäre. Eine Schwächung des brennenden Geschmacks ist allerdings wahrzunehmen, erklärt sich aber in befriedigender Weise bei Betrachtung der Schnitte unter dem Mikroskope. Die Rhaphiden bleiben auch hier in ihren Behältern enthalten oder trennen sich, wenn künstlich nachgeholfen wird, doch nur ganz allmählich voneinander. Die Wirkung des Schleimes ist hier paralysiert, und dieser Versuch liefert hiermit den klaren Beweis für die hohe Bedeutung desselben zur Herbeiführung der unangenehmen, ja vielleicht gefährlichen Wirkung der Rhaphiden.

Ein weiterer Beweis dafür, daß die brennende Wirkung unserer Pflanze auf den Rhaphiden beruht, wurde folgendermaßen erbracht.

Eine Anzahl Blätter wurden in einem Mörser zerrieben, der dicke, schleimige Saft ohne Zusatz von Wasser wiederholt filtriert

bis zur Herstellung einer vollständig klaren, fast farblosen Flüssigkeit. Diese letztere zeigte einen nicht unangenehmen, süßlichen Geschmack, der an etwas fade Süßkirschen erinnerte. Von kratzender oder scharfer Nachwirkung war keine Spur vorhanden. Dagegen riefen geringe, auf die Zunge gebrachte Spuren des auf dem Filter zurückgebliebenen, wiederholt gewaschenen Restes das charakteristische Brennen hervor.

Eins geht also zunächst aus dem beschriebenen Versuch hervor, daß nämlich die Schärfe nicht an eine im Saft gelöste Substanz gebunden ist, sondern durch nicht filtrierbare Körper bedingt sein muß. Da es ferner gelingt, dieselbe brennende Wirkung herbeizuführen durch isolierte Rhaphiden, welche aus macerierten Arumblättern gewonnen sind, so ist der Beweis erbracht, daß die Arumpflanze den Rhaphiden ihren brennenden Geschmack verdankt.

Zur Erhärtung dieser Ansicht mögen noch einige weitere Versuchsresultate mitgeteilt werden, welche zugleich die Bedeutung der Rhaphiden als Schutzmittel aufs deutlichste hervortreten lassen.

Im Blütenschaft von Arum sind die Krystallnadeln nur in der Peripherie des Querschnitts zu finden. Die zentralen Teile, in welchen zahlreiche Gefäßbündel verlaufen, sind vollständig frei davon. Die geschälten und sorgfältig abgespülten mittleren Teile rufen denn auch kein Brennen auf der Zunge hervor, sondern sie sind von mildem Geschmack und werden von Schnecken gern gefressen. Ein ähnlicher, wenn auch nicht so scharfer Gegensatz besteht zwischen den äußeren und inneren Teilen der Knollen.

Durch Behandlung mit verdünnter Salzsäure lassen sich die Rhaphiden entfernen, und derartig behandelte Blattfragmente werden, wie der folgende Versuch zeigt, rascher gefressen als andere, welche bloß mit Essigsäure behandelt worden sind, bei welcher Prozedur bekanntlich die Kalkoxalatkrystalle erhalten bleiben.

Versuch.

Blattfragmente von Arum maculatum wurden in Alkohol gekocht und ein Teil derselben nachher mit Essigsäure, ein anderer mit verdünnter Salzsäure behandelt, die Säuren schließlich durch kochenden Alkohol entfernt und die Stücke, nach vorheriger Eintrocknung, in Wasser zum Aufquellen gebracht. Die Versuchstiere erhielten je ein bloß mit Alkohol behandeltes und außerdem je ein mit Essigsäure und je ein mit Salzsäure behandeltes Stück. In den mit Essigsäure behandelten Fragmenten waren die Rhaphiden

noch vorhanden, aus den in Salzsäure gewesenen waren sie verschwunden. Obwohl, wie schon hervorgehoben worden ist, die Wirkung der Rhaphiden durch die Behandlung mit Alkohol und Essigsäure bedeutend beeinträchtigt wird, so war doch ein Unterschied wahrzunehmen. Die Tiere (Arion hortensis, Limax agrestis) verzehrten rasch die von Rhaphiden befreiten Blattstücke, während sie sich nur allmählich der bloß mit Essigsäure behandelten Fragmente bemeisterten. Die allein mit Alkohol behandelten Stücke wurden kaum berührt. Durchtränkung der Blattstücke mit Zuckerwasser hob die Unterschiede nicht auf.

Scilla maritima. Die Eigenschaft der langen Rhaphiden von Scilla maritima, sich in die Haut einzubohren und dort Reizwirkungen hervorzurufen, ist schon längere Zeit bekannt[1]).

Der Geschmack der frischen Zwiebelschalen der weißschaligen Form der Meerzwiebel ist erst süßlich und schwach bitter. Bald darauf macht sich ein heftiges, andauerndes Brennen bemerkbar.

Der durch Auspressen der frischen Zwiebel erhaltene, durch wiederholtes Filtrieren von den Rhaphiden befreite, schleimige Saft schmeckt angenehm süßlich, von brennendem Nachgeschmack ist gar nichts wahrzunehmen. Übergießt man den Rhaphiden haltigen Schleim mit Wasser und überläßt ihn der Fäulnis, so kann man durch Überbringen der isolierten wiederholt gewaschenen Rhaphiden auf die Zunge auch nach Wochen noch die brennende Wirkung hervorrufen, welche also einzig und allein durch die sich in das Zungen- und Gaumenepithelium einbohrenden Rhaphiden bedingt ist. Mit größeren Tieren wurden keine Versuche angestellt. Der Umstand, daß die Meerzwiebel als Ratten- und Mäusegift vielfach Verwendung findet, spricht aber schon genügend für ihre gefährlichen Eigenschaften, die, wenn auch nicht allein, doch aber zum Teil den Krystallnadeln zuzuschreiben sein werden.

Die Weinbergschnecke beißt begierig in das süße saftige Gewebe der Zwiebelschalen, schreckt aber bald heftig zurück unter ähnlichen Würgbewegungen, wie ich sie schon bei Arum maculatum beschrieben habe.

An Helix hortensis und Limax agrestis wurden dieselben Erscheinungen beobachtet. Daß die Tiere einzig und

---

1) Siehe Flückiger: Pharmacognosie des Pflanzenreichs. Berlin 1883, S. 585, wo auch die Litteratur angegeben ist.

allein durch die Rhaphiden zurückgeschreckt werden, zeigte aufs deutlichste folgender Versuch.

Ein paar hungrige Gartenschnecken, denen eine Zwiebelschale von Scilla vorgesetzt worden war, fielen mir auf dadurch, daß sie das zarte Gewebe der Innenseite der Schuppe begierig verzehrten, deren Außenseite aber vollständig unberührt ließen. Die mikroskopische Untersuchung der Zwiebel gab hierüber genügende Aufklärung. Auf Querschnitten durch die Schuppen findet man die Rhaphidenzellen nach der Außenseite der Schuppen hin, und zwar ungefähr von der Mitte aus bis in die Nähe der Epidermis, während die Innenseite vollständig frei davon ist. Dünne Schnitte durch den inneren rhaphidenlosen Theil der Schuppen haben einen süßlichen, nicht unangenehmen Geschmack und lassen keine Spur von dem brennenden Geschmack der Blattaußenseite erkennen. Sobald aber der Schnitt etwas tiefer in die Blattsubstanz eindringt, so stellt sich mit den Rhaphiden das schmerzhafte Brennen ein.

In den fleischigen, dicht aufeinanderliegenden Zwiebelschuppen sind also die Rhaphiden auf die, den Angriffen der Tiere direkt ausgesetzte, Außenseite des Blattquerschnittes beschränkt. In den oberen, frei in die Luft hervorragenden, also gleichmäßig von beiden Seiten exponierten, bandförmigen Enden der Blätter finden wir dagegen die Rhaphiden ungefähr gleichmäßig auf beide Blattflächen verteilt. Ob für die Meerzwiebel, außer den Kalkoxalatnadeln, die in den Schuppen entdeckten Gifte als Schutzmittel gegen Schnecken in Betracht kommen, will ich dahingestellt lassen, Sicher aber ist, daß die stattliche Zwiebel in ihrer, während der trockenen Jahreszeit, an saftigen Pflanzen armen Heimat in den gewaltigen Nadelbündeln einen ergiebigen Schutz findet.

Außer Scilla maritima habe ich nur wenig andere Liliaceen zu Versuchen verwendet. Der Spargel, welcher Rhaphiden in ziemlich beträchtlichen Mengen führt, wird von Kaninchen nicht oder nur in der Not berührt; auch die Schnecken verhalten sich ablehnend selbst gegen die zarten Spitzen dieser Pflanze.

Aus der Familie der Amaryllideen, deren Vertreter reihenweise angeordnete Rhaphidenzellen führen, habe ich bei meinen Versuchen hauptsächlich einige Narcissusarten berücksichtigt: Narcissus poeticus und N. pseudo-narcissus. Helix pomatia und H. hortensis verschmähen die vegetativen Teile dieser Pflanzen vollständig und zernagen nur wenig die Blüten, und zwar fast ausschließlich die rhaphidenfreie Nebenkrone. Im Freien

fand ich diese Pflanzen, wie auch die Galanthus und Leucoïumarten niemals von Schnecken zerfressen.

Die Pflanzen aus der Familie der Orchideen führen mit wenigen Ausnahmen[1]) Rhaphiden sowohl in den oberirdischen als in den unterirdischen Teilen. Wie anderwärts entstehen auch hier nach den Angaben von FRANK[2]), HILGERS[3]), MEYER[4]) und SCHIMPER[5]) die Nadeln sehr frühzeitig. Nach ARTHUR MEYER finden sie sich schon in den kaum 7 mm langen, jungen Knollen von Orchis purpurea. Bei dieser Pflanze, und nach eigenen Untersuchungen bei verschiedenen anderen Arten, tritt eine bemerkenswerte Differenzierung der rhaphiden-führenden Schleimzellen ein. In der Peripherie der Knolle liegen Schleimzellen, welche relativ große Bündel nadelförmiger Oxalatkrystalle enthalten; nach der Knollenmitte zu sind dagegen die Schleimzellen sehr groß und führen sehr kleine Rhaphidenbündel, die nach MEYER selbst vollständig fehlen können. In den Knollen von Gymnadenia conopsea, die ich allein untersucht habe, fand ich jedoch die großen Schleimzellen immer mit sehr kleinen Raphidenbündeln versehen.

Der Schleim der Schleimzellen wird, wie bekannt, beim Austreiben der Knospe der Knolle ebenso gelöst wie das Stärkemehl der Parenchymzellen. Es haben also hier und vielleicht auch anderwärts die uns beschäftigenden Zellen die doppelte Funktion, die schützenden Nadeln und den Schleim zu führen. Der Schleim wirkt erstens als Expulsor der Rhaphiden, zweitens kann er, wie wir von früherher wissen, für sich schon als Schutzmittel wirksam sein, und drittens hat er die Rolle eines Reservestoffs. In den äußeren, den Angriffen der Tiere direkt ausgesetzten Teilen treten die Rhaphiden in den Vordergrund, während in den inneren Teilen, in dem massenhaft entwickelten Schleim und den kümmerlichen

1) MÖBIUS, M., Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. Heidelberg, 1887, S. 22.

2) Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. PRINGSHEIM's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. V.

3) Über das Auftreten der Krystalle von oxalsaurem Kalk im Parenchym einiger Monocotylen. Ebendaselbst Bd. VI.

4) Über die Knollen der einheimischen Orchideen. Archiv der Pharmacie, Bd. 24, 1886, S. 51.

5) Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung, 1888.

Rhaphiden wohl mehr die Speicherfunktion der Zellen in Betracht kommt. An rohen Knollen tritt denn auch der kratzende Geschmack viel stärker in den peripherischen Teilen als in den zentralen hervor. In den getrockneten Salepknollen ist dieser Geschmack, wenn auch bedeutend gemildert, doch immer noch wahrzunehmen, desgleichen auch in dem aus den Salepknollen erhaltenen Schleim.

Von größeren weidenden Tieren bleiben, soweit ich habe in Erfahrung bringen können, die Orchideen verschmäht. Ein Kaninchen zerbiß ihm dargebotene blühende Pflanzen von Listera ovata, Orchis latifolia und Cypripedium calceolus nur wenig und ließ sie vollständig liegen, sobald ihm andere Nahrung zur Verfügung stand.

Weinbergschnecken und Gartenschnecken fressen selbst in ausgehungertem Zustande nur kleine Löcher in die Stengel und Blätter von Orchis purpurea und O. latifolia; von halbierten Knollen verzehrte Limax agrestis fast ausschließlich die inneren Teile, in welchen die Raphiden spärlicher und kleiner sind.

In einem anderen Versuche sah ich Weinbergschnecken von einem blühenden Cypripedium exemplar fast ausschließlich das rhaphidenfreie Labellum vertilgen, während die übrigen nadelreichen Teile verschont blieben. Einen absoluten Schutz gewähren also die Krystallnadeln den Orchideen nicht. In den Gewächshäusern werden nicht selten junge Triebe, Blütenstandaxen und Blüten von Schnecken beschädigt. Die zerstörten Quantitäten sind aber auch hier immerhin gering. In den an Orchideen und Schnecken so reichen Wäldern der Muschelkalkberge der Umgegend Jenas habe ich die Orchideen immer nur wenig beschädigt gefunden; selbst die den Winter über grünen Blätter von Goodyera repens und Ophrys muscifera findet man im Frühjahre häufig noch unverletzt oder doch nur schwach beschädigt.

Die Frage, ob die Orchideen außer den Raphiden noch andere Schutzmittel besitzen, um gewisse Tiere fernzuhalten, vermag ich einstweilen nicht zu beantworten. Möglich ist es, daß der vielen Arten zukommende eigentümliche Geruch in dieser Hinsicht von Bedeutung ist.

Onagraceen. Die Blätter, Stengel und Wurzeln von Oenothera biennis strotzen von Rhaphiden und zeigen beim Zerkauen den charakteristischen kratzenden Geschmack. Im Freien weidende Schafe bissen die ihnen dargebotenen Rosetten an, ohne sie zu ver-

zehren; ähnlich verhielten sich Kaninchen, während Kühe bei Stallfütterung die Blätter und Wurzeln auffraßen. Im Freien scheint dagegen diese Pflanze, wie auch verschiedene andere Onagraceen (Epilobium angustifolium und andere große Epilobien, in den Alpen E. trigonum, alpinum, ferner Circaea lutetiana), welche alle Rhaphiden führen, von den Rindern und andern Wiederkäuern, sowie von den Nagern verschont zu bleiben.

Von verschiedenen Schnecken (Helix pomatia, H. hortensis, Limax agrestis) werden die Blätter und Wurzeln von Oenothera, wie auch die Blätter von Epilobium hirsutum, Fuchsia globosa verschmäht. Da aber alle diese Pflanzen außer den Rhaphiden nicht unbeträchtliche Mengen von Gerbstoff enthalten und Epilobium und Circaea außerdem noch saure Flüssigkeit durch ihre Haare ausscheiden, so kann aus den nicht weiter variierten Versuchen nicht ohne weiteres geschlossen werden, daß diese Pflanzen bloß oder hauptsächlich ihres Rhaphidengehaltes halber unberührt bleiben, da gegen die Schnecken der Gerbstoffgehalt allein schon starken Schutz gewähren würde.

Trotz ihres großen Rhaphidengehaltes werden die Wurzeln von Oenothera biennis in manchen Gegenden in gekochtem Zustande als Salat genossen, der aber ein unangenehm kratzendes Gefühl auf Zunge und Gaumen zurückläßt.

Ampelideen. Vitis vinifera besitzt Rhaphiden in den jungen Trieben, Ranken, Blütenständen und Blättern; auch in den Wurzeln sind sie namentlich in den Markstrahlen der Rinde und des Holzkörpers junger wie älterer Wurzeln massenhaft vorhanden, während sie in der sekundären Rinde älterer Stämme gegenüber anderen Kalkoxalatkrystallen sehr zurücktreten und in dem Holz nur spärlich vorhanden sind. Sämtliche nadelhaltigen Teile der Weinreben zeigen den brennenden Geschmack, der namentlich auch an jungen unreifen Weinbeeren sich neben dem sauern Geschmack bemerkbar macht. Bei diesen findet man auf medianen Schnitten die Rhaphiden in großer Menge in der Peripherie der Beere, bis dicht an die Haut heran, während sie nach der Mitte der Frucht hin sehr zurücktreten. Nach eingetretener Reife führt das saftige Fleisch nur noch einzelne zerstreute, aus ihrem Verband gelöste Nadeln, welche sich beim Genuß der Beeren kaum mehr bemerkbar machen. Zusammenhängende Bündel traf ich in den vollkommen reifen Beeren nur noch in deren Peripherie in der Nähe der Haut und zwar in viel größeren Abständen als in der jungen

noch nicht ausgewachsenen Frucht, was sich leicht aus der bedeutenden Größenzunahme der Beeren erklärt. Diese Rhaphiden machen sich bemerkbar, wenn man beim Genießen der Weinbeeren deren Haut mit Zunge und Zähnen ausquetscht. Erst nimmt man den schleimigen Geschmack wahr, und bald darauf stellt sich das charakteristische Brennen auf Zunge und Gaumen ein, welches sich ja überhaupt nach reichlichem Genuß von Weinbeeren — namentlich bei gewissen Sorten — einzustellen pflegt.

In den Beeren von Vitis labrusca sind die Nadelbündel in viel größeren Mengen vorhanden als bei unserer Weinrebe; daher auch der schleimige, stark kratzende Geschmack dieser Beeren.

Beim wilden Wein (Ampelopsis hederacea) endlich sind die Rhaphiden in solchen Mengen vorhanden, daß die Beeren, selbst wenn sie sonst von angenehmem Geschmack wären, für den Menschen ganz ungenießbar werden würden.

Wirkungsweise des Rhapidenapparates.

Die an beiden Enden äußerst fein zugespitzten Krystallnadeln sind durch ihre Gestalt in hohem Grade geeignet, sich in die zarten Gewebe der Mundteile von Tieren einzubohren. Das Eindringen der Nadeln wird unterstützt durch den Schleim der in wechselnden Mengen in Gesellschaft der Rhaphidenbündel auftritt, aber niemals fehlt. Die konstante Vereinigung von Nadeln und Schleim ist nicht etwa, wie es hie und da angenommen worden ist, auf noch unbekannte genetische Beziehungen der beiderlei Substanzen zurückzuführen, denn Schleim kommt häufig ohne Kalkoxalat und Kalkoxalat häufig ohne Schleim vor, sondern einzig und allein zu begreifen, wenn man die biologische Bedeutung des Apparates ins Auge faßt.

Der Schleim, in welchem die Rhaphidenbündel eingeschlossen liegen, schwillt bei Wasseraufnahme bedeutend an. Ein günstiges Objekt für die Entscheidung der Frage, ob die Membran rhaphidenführender Zellen schon durch das Eindringen von Wasser allein durch den aufquellenden Schleim zum Platzen gebracht werden kann oder ob eine direkte mechanische Verletzung der Membran dazu notwendig ist, haben wir in der einheimischen Calla palustris. Im Blattstiel dieser Pflanze sitzen die Rhaphidenzellen entweder auf den Längswänden der Luftkammern oder auf den Querdiaphragmen, welche die der Länge des Blattstiels nach

verlaufenden Luftkammern von einander trennen. Selten sind die Rhaphidenzellen mit ihrer Längsaxe der Wand, welcher sie eingefügt sind, parallel gerichtet; meist stehen sie schief davon ab. Werden die vorher von Luft umgebenen Zellen von Wasser umspült, so quillt der Schleim, welcher das Rhaphidenbündel umgiebt, beträchtlich auf, ohne aber das Platzen der Zellhaut herbeizuführen. Selbst bei Zusatz von Kalilauge trat dies nicht ein.

Auch bei Pontederien, welche in den Diaphragmen der Blattstiele zahlreiche Rhaphidenzellen führen, sah ich ein Platzen der Membran immer nur infolge von mechanischen Eingriffen eintreten.

Angaben entgegengesetzten Inhalts macht VAN TIEGHEM [1]) für Colocasia antiquorum und Philodendron tripartitum. Die Rhaphidenzellen der ersteren Pflanze zeigen nach ihm an ihren Extremitäten eine knopfförmige Membranverdickung, die der zweiten eine verdünnte Membranstelle. Bei beiden soll durch Zutritt von Wasser die Membran zum Platzen gebracht werden. Ich habe diese Angaben geprüft, sie aber für beide Pflanzen nicht bestätigen können. Etwas dicke Schnitte durch die Blattstiele wurden unter der Luftpumpe mit Wasser injiziert. Auch hier trat, wie bei Calla, keine Sprengung der Membran ein; dieselbe unterblieb auch bei Zusatz verdünnter Kalilauge. Dringt also Wasser in die Hohlräume eines Stengels oder Blattstiels unserer Pflanze ein, so bleiben die Rhaphidenzellen zunächst intakt, und es wird das Eindringen kleiner Tiere, z. B. Wasserschnecken durch die zahlreichen, noch immer geladenen, bei der geringsten Verletzung ihren stechenden Inhalt ergießenden Rhaphidenzellen beträchtlich erschwert und verlangsamt. Anders liegen die Sachen bei Pflanzen, deren Rhaphidenzellen allseitig in festem Gewebeverband eingeschlossen sind. Wird ein Blatt einer Orchis quer durchschnitten und die Schnittfläche eines Blattes unter Wasser beobachtet, so sieht man, wie seit TURPIN bekannt, die kompakten Rhaphidenbündel noch völlig geschlossen langsam über den Blattquerschnitt hervortreten, bald aber die Nadeln garbenartig auseinander treten und sich voneinander trennen. In anderen Fällen treten die Nadeln allmählich nach einander aus der Wundfläche hervor. In den Fällen, wo die Rhaphidenzellen isoliert zwischen den anderen Zellen liegen, kann allerdings nicht entschieden werden, ob die Verletzung

1) Recherches sur la structure des Aroïdées. Annales des sc. Nat. 5e série, T. VI, p. 77.

schon durch das Rasiermesser herbeigeführt worden ist oder ob der Wasserzutritt allein schon genügt hat, die Zellhaut zu sprengen. Bei Pflanzen, deren Schläuche, wie bei den Amaryllideen, zu Längsreihen gruppiert sind, treten in Wasser nach und nach bedeutende Quantitäten von Nadeln aus den Schnittflächen hervor, da die Querwände, welche die einzelnen Hohlräume voneinander trennen, hier schon durch den aufquellenden Schleim gesprengt oder vielleicht, wie Errera (l. c. S. 23) vermutet, durch die Krystallnadeln selbst durchbohrt werden.

Das Kratzen auf Lippen, Zunge und Gaumen macht sich beim Kauen aller Pflanzenteile, welche Rhaphiden führen, bemerkbar, nur in sehr verschieden hohem Grade. Die Intensität der Wirkung, welche bei Arum bis zum heftigen Schmerz sich steigern kann, wird von verschiedenen Faktoren abhängen: Gestalt, Größe und Menge der Nadeln, größere oder geringere Leichtigkeit, mit welcher sie aus ihren Behältern hervortreten und sich dissoziieren. Nicht unmöglich ist es ferner, daß ihre Wirkung durch andere Substanzen unterstützt wird (vgl. Errera l. c.).

Der Mensch ist für die Wirkung der Rhaphiden nicht besonders empfindlich, gehören ja gerade manche rhaphidenführende Pflanzenteile zu den feinsten Leckerbissen, wie Weintrauben, Ananas, Spargel, Wurzeln von Oenothera, obwohl bei letzterer Pflanze, wie auch bei gewissen Traubensorten die Nadeln durch das kratzende Gefühl, welches sie hervorrufen, lästig werden.

Viel empfindlicher in dieser Beziehung sind Nager und Wiederkäuer. Der Umstand, daß keine einzige nadelführende Pflanze zu den guten Futterkräutern gezählt wird und die im Freien wiederholt beobachtete Thatsache, daß sowohl Dicotylen als Monocotylen, welche diese Schutzwaffen führen, von den weidenden Rindern verschont bleiben oder doch nur wenig von denselben zu leiden haben, machen es äußerst wahrscheinlich, daß diese Tiere durch die Nadeln in sehr unangenehmer Weise affiziert werden. Ich habe schon weiter oben einiges über das Verhalten von Kaninchen gegenüber Rhaphidenpflanzen mitgeteilt. Sowohl Monocotylen (Ornithogalum nutans, Convallariaarten, Asparagus, Orchideen, Tradescantia zebrina) als Dicotylen (Impatiens parviflora, Oenothera biennis, Galiumarten) werden nur sehr ungern, wenn die Tiere durch die Not getrieben sind, angefressen. Selbst gekochte Spargel- und Oenotherenblätter wurden von wilden Kaninchen verschmäht.

Genuss grösserer Quantitäten von rhaphidenführenden Pflanzen

scheint auf diese Tiere tötlich zu wirken. Ein junges wildes Kaninchen, welches in Ermangelung einer besseren Nahrung eine größere Menge der rhaphidenreichen Typha latifolia verzehrt hatte, wurde nach einigen Tagen tot in seinem Behälter aufgefunden. Die von meinem verehrten Kollegen Wilhelm MÜLLER, Professor der pathologischen Anatomie an der Universität Jena, gefälligst vorgenommene Sektion der Leiche ergab starken Dünndarmkatarrh. In den katarrhalisch affizierten Stellen des Dünndarms fand ich keine Rhaphiden, wohl aber deren große Mengen neben den anderen zerkleinerten Geweben der Typha, in den Kotkügelchen im Dickdarm. Hier liegt die Annahme nahe, daß der Katarrh, an dem das Tier zu Grunde gegangen war — andere Krankheitssymptome waren nicht aufgefunden worden — der Reizung der Darmwand durch die Rhaphiden seine Entstehung verdankt habe.

Eine genauere Prüfung verdienen auch die Angaben der Landwirte, welche bei Haustieren, infolge des Genusses von Narcissus poëticus und N. pseudonarcissus, Magen- und Darmentzündungen beobachtet haben [1]). Höchst wahrscheinlich sind hier die Entzündungen auf die in den genannten Pflanzen sehr häufigen Rhaphiden zurückzuführen, wenn sie nicht etwa auf dem Vorhandensein eines Alcaloids beruhen, welches nach ERRERA (l. c. S. 23) bei Narcissus vorkommt und nach ihm besonders in den Rhaphidenzellen abgelagert ist.

Wenig empfindlich oder vielleicht ganz unempfindlich gegen Rhaphiden sind viele beerenfressende Vögel — Amseln, Drosseln, Hühnerarten —, welche namentlich im Winter ganz beträchtliche Mengen nadelführender Beeren verzehren. So werden die Beeren von Phytolacca decandra, Ampelopsis quinquefolia, Convallaria majalis, Asparagus officinalis, Tamus communis u. s. f. in beträchtlichen Quantitäten und ohne Schaden von den beerenfressenden Vögeln genossen.

Das Verhalten omnivorer Schnecken ist schon eingehend erörtert worden. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass diese Tiere nicht alle Rhaphidenpflanzen gleichmäßig verschonen. Von exotischen Gewächsen waren es vornehmlich Tradescantiaarten (T. virginica, T. zebrina), welche in größeren Mengen ohne Nachteil von verschiedenen Arten verzehrt wurden; von einheimischen Gewächsen waren es namentlich Typha latifolia

1) Dammann: Die Gesundheitspflege der landwirtschaftlichen Haussäugetiere. Berlin 1886.

und Galium aparine, welche ziemlich stark beschädigt wurden, vorausgesetzt, daß den Tieren keine bessere Nahrung zur Verfügung stand. Auch auf unseren Mundteilen rufen diese Pflanzen nur ein schwaches Kratzen hervor.

Versuche mit Heuschrecken.

Von omnivoren Insekten fanden bloß einige Heuschrecken (nicht näher bestimmte Stenobothrusarten) Berücksichtigung. Bei den im September ausgeführten Versuchen wurden den Tieren folgende Pflanzenteile vorgelegt: Zweige von Asparagus officinalis, junge Blätter von Oenothera biennis, Fuchsia globosa, Vitis vinifera, Impatiens balsamina und Tradescantia virginica. Hier konnte direkt beobachtet werden, wie die hungrigen Tiere die Oenotheren- und Balsaminenblätter anbissen, um aber bald davon abzulassen. Auch nach mehreren Tagen waren mit Ausnahme von Tradescantia, welche, wie wir gesehen haben, auch von omnivoren Schnecken benagt wird, alle Blätter und Zweige noch fast intakt, während die Tiere gleichzeitig dargebotene Gräser begierig verzehrten. Manche der angewendeten Versuchspflanzen, wie Fuchsia, Vitis, führen ziemlich viel Gerbstoff in ihren Blättern, so daß aus dem angeführten Versuch nicht direkt geschlossen werden kann, daß die Blätter dank ihrem Rhaphidengehalt verschont bleiben. Ich war damals leider nicht in der Lage, die Versuche gehörig zu variieren, so dass ich die Resultate nicht als völlig beweiskräftig bezeichnen darf. Immerhin führen aber Pflanzen wie Impatiens und Asparagus kaum andere Substanzen als Rhaphiden, die als Schutzmittel in Betracht kommen könnten, so daß höchst wahrscheinlich diese Pflanzen von den Heuschrecken der Rhaphiden halber gemieden werden.

Verhalten einiger Spezialisten.

Zahlreiche Tiere aus verschiedenen Gruppen werden, wie die vorstehenden Untersuchungen gezeigt haben, durch Rhaphiden von dem Genuß der damit versehenen Pflanzenteile abgehalten und es gehört jedenfalls der interessante Rhaphidenapparat zu den wirksamsten Schutzeinrichtungen. Wie bei allen anderen Schutzeinrichtungen ist aber auch hier der Schutz nur relativ. Erstens werden nicht alle omnivoren Tiere gleich stark ferngehalten und zweitens giebt es eine ganze Reihe von Tieren, welche sich nicht

nur mit Vorliebe von Rhaphidenpflanzen ernähren, sondern für welche die Rhaphiden geradezu ein notwendiges Ingredienz der Nahrung zu sein scheinen.

Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung die Schmetterlingsgattung Sphinx, Untergattung Deilephila. Auf der folgenden Tabelle sind die Pflanzen, auf welchen die Raupen einiger dieser Spezialisten aufgefunden werden, zusammengestellt.

	Galiumarten	Epilobium	Weinstock	Waldbalsamine
Sphinx elpenor	„	„	„	„
„ celerio			„	
„ porcellus	„		„	„
„ galii	„	„	„	
„ lineata	„		„	
„ vespertilio		„		

Der mittlere Weinschwärmer (Sphinx elpenor) frißt im Raupenzustand an Galiumarten, an Epilobium und anderen Onagraceen, an Vitis vinifera und wird außerdem noch an der Waldbalsamine (Impatiens noli tangere) angetroffen. Die Futterpflanzen gehören zu vier im System weit auseinander stehenden Familien, sind aber alle durch Rhaphidengehalt ausgezeichnet und zugleich die einzigen einheimischen Dicotyledonen, welche Rhaphiden besitzen. Es wird allerdings für Sphinx elpenor, wie auch für Sph. porcellus, außerdem eine nicht rhaphidenführende Nährpflanze (Lythrum salicaria) angegeben, ob mit Recht kann ich nicht entscheiden. Immerhin ist aber die von dem Tier getroffene Auswahl der Futterpflanzen in hohem Grade bemerkenswert, und liegt hier die Annahme nahe, daß diese Auswahl mit dem Vorkommen der Rhaphiden in Zusammenhang stehe. Die übrigen fünf erwähnten Deilephilaarten verteilen sich, wie die Tabelle zeigt, auf die verschiedenen Pflanzen, welche Sphinx elpenor alle zusammen als Nahrung annimmt. In der Gattung Macroglossa kommt die Raupe einer Art (M. stellatarum) auf Galiumarten vor; die einer anderen (M. bombyliformis) ebenfalls auf Galium, außerdem aber nach einer gütigen Mitteilung des Herrn Staudinger in Dresden auch auf der rhaphidenfreien Lonicera tatarica. Ich beschränke mich auf die Anführung dieser paar Beispiele, die in analoger Form jedenfalls bei zahlreichen anderen Spezialisten wiederkehren.

Herkunft der Rhaphiden.

Das Vorkommen der Rhaphiden bei einander sehr fernstehenden Familien, — Ampelideen, Onagraceen, Rubiaceen und zahlreichen Monocotylenfamilien — das Fehlen derselben bei manchen Gattungen, das Vorhandensein bei anderen Gattungen derselben Familie — Acorus und Arum, Allium und andere Liliaceen — sprechen dafür, daß diese merkwürdige Einrichtung im Pflanzenreich mehrfach und von einander unabhängig in verschiedenen Gruppen zur Ausbildung durch Zuchtwahl gelangt ist, und hier liegt die Annahme sehr nahe, sie aus nadelförmigen Einzelkrystallen, wie sie bei zahlreichen Pflanzen vorkommen, entstanden zu denken. Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, als die Rhaphidenzellen nach BLENK[1]) in manchen Fällen teilweise ersetzt sind durch Zellen mit sehr langgestreckten prismatischen Einzelkrystallen. BLENK giebt als Beispiel manche Saurajeen, die Roxburghiaceen an. Nach MÖBIUS (l. c. S. 22) ist dies auch bei vielen Orchideen der Fall.

7. Zugespitzte Einzelkrystalle von oxalsaurem Kalk.

Im Anschluß an die Besprechung der Bedeutung der Rhaphiden muß hier die Frage erörtert werden, ob nicht auch viele zugespitzte Einzelkrystalle von oxalsaurem Kalk in derselben Weise wie die Rhaphiden, den damit versehenen Pflanzen zum Schutze gereichen. Nahe liegt die Annahme für die bis zu einem halben mm langen, an beiden Enden zugespitzten Prismen, welche in den Vegetationsorganen von Irisarten in großer Anzahl vorkommen. Von einer Schleimeinbettung dieser Krystalle, welche von FLÜCKIGER[2]) angegeben wird, habe ich allerdings nichts wahrnehmen können. An Bruchstücken durch die Knollen und namentlich durch die Blätter, ragen die Enden der spitzen Säulen in gefahrdrohender Weise hervor, ohne daß aber Wasserzufuhr weiteres Heraustreten bedingte. Die vorher vermutete Bedeutung dieser spitzen Krystalle wurde durch eine Reihe von Versuchen bestätigt.

Versuche.

Frische Querscheiben des Rhizoms von Iris germanica werden von Schnecken (Arion empiricorum, A. hortensis, Limax agrestis, Helix hortensis) nur schwach benagt und

1) Über die durchsichtigen Punkte in den Blättern. Flora 1884.
2) Pharmacognosie des Pflanzenreichs. 2. Auflage, p. 314.

zwar fast ausschließlich die Mitte der Scheiben, welche weniger reich ist an den spitzen Krystallen, als die Peripherie. Von ausgelaugten Stücken werden, nach Durchtränkung mit Zuckerwasser, die centralen Teile gefressen, die peripherischen verschont. Werden aber durch Behandlung mit Salzsäure die Krystalle entfernt, so hört die Bevorzugung der Rhizommitte gegenüber der Peripherie auf: die Scheiben werden, mit Ausnahme des Periderms, gleichmäßig aufgefressen.

Nicht unerwähnt können hier die bekannten, scharf zugeschärften Krystalle der Pontederien bleiben, welche die Diaphragmenzellen, in denen sie liegen, zu durchbrechen scheinen und das Zerstörungswerk in die schwammige Pflanze eingedrungener Tiere jedenfalls bedeutend verlangsamen müssen. Zu Versuchen sind diese Pflanzen nicht geeignet, weil sie außer den besagten Nadeln noch gewöhnliche Rhaphiden und gerbstoffreiche Idioblasten führen, eine Häufung von Schutzmitteln, wie sie bei schwammigen Sumpf- und Wasserpflanzen nicht selten ist.

VIII. Zusammenfassende Bemerkungen.

Es wäre ein gewagter Schritt, auf Grund des hier mitgeteilten Versuchsmaterials schon eine zusammenfassende Behandlung der Schutzmittelfrage geben zu wollen; dazu ist die Fragestellung, allerdings mit Absicht, viel zu einseitig ausgefallen, und selbst der kleine, als Ausgangspunkt für weitere Forschungen gewählte Abschnitt — Schnecken und Pflanzen — ist kaum in seinen allgemeinen Zügen erkannt worden. Eine kurze Zusammenstellung einiger Gesichtspunkte, die mir bei den mitgeteilten Untersuchungen allmählich erwachsen sind, soll jedoch als durchaus anspruchsloser Versuch hier schon ihren Platz finden. Ich bemerke hier ausdrücklich, daß manche der hier mitzuteilenden Ansichten schon anderweitig ausgesprochen worden sind (KERNER, KUNTZE, ERRERA u. s. w.); statt einzelne Citate anzuführen, verweise ich ein für allemal auf die schon am Anfange dieser Abhandlung genannten Schriften.

1. Häufung von Schutzmitteln.

Bei Mitteilung der Versuche ist schon mehrfach auf die Schwierigkeit ihrer Deutung hingewiesen worden. Wenn in einem Pflanzenteil nebeneinander verschiedenerlei Exkrete, beziehungsweise Strukturverhältnisse sich finden, auf deren Vorhandensein das Verschontbleiben beruhen kann, so gelingt es nur durch umsichtige Variierung der Versuche, und dann oft nicht zweifellos, den Ausschlag gebenden Faktor aufzufinden; oft auch wirken mehrere Faktoren zusammen der Freßlust der Tiere entgegen. Daß z. B. Gerbsäuren, Sauerkleesalz, gewisse ätherische Öle, Bitterstoffe, Rhaphiden, Borstenhaare als Schutzmittel gegen Schneckenfraß in Anspruch genommen werden dürfen, geht wohl aus dem mitgeteilten Material mit Sicherheit hervor. Trotzdem sehen wir in gar nicht seltenen Fällen eine und dieselbe Pflanze mit mehreren dieser Schutzmittel versehen; außerdem können noch andere

Schutzwaffen, wie Dornen, Stacheln, welche bloß als Waffen gegen größere Tiere in Betracht kommen können, hinzukommen. Bedenkt man ferner, daß ein und dasselbe Schutzmittel gegen verschiedenerlei omnivore Tiere wirksam sein kann, so leuchtet wohl ohne weiteres ein, daß einem tieferen Eindringen in das Verständnis der Schutzeinrichtungen auch nur einer Pflanzenart oft große Schwierigkeiten entgegenstehen. Es sind der Natur der Sache nach die Deutungen hier viel schwieriger als auf dem übrigens auch schon sorgfältig durchforschten Gebiet der Blütenbiologie, wo die Beziehungen zwischen gewissen Blüten und bestimmten Insektengruppen — z. B. langröhrige, wohlriechende, hellfarbige Nachtblüten und Arten der Schmetterlingsgattung Sphinx — ohne weiteres deutlich hervortreten. Nur in wenig Fällen werden wir auf unserem Gebiet so nahe Beziehungen zwischen einer bestimmten Tiergruppe und einer bestimmten Kategorie von Schutzmitteln erkennen können; viel häufiger wird ein und dasselbe Schutzmittel gegen sehr heterogene Tierformen wirksam sein. Ich erinnere hier an die Rhaphiden, an den Gerbstoff, an die Bitterstoffe, ätherischen Öle u. s. w., welche sowohl Schnecken als Wiederkäuer und Nager und noch vielerlei anderes Getier von den damit versehenen Pflanzen abhalten. Als Beispiele für den entgegengesetzten Fall, wo die Schutzwaffen nur gegen eine begrenzte Tiergruppe besonders wirksam sind, können von mechanischen Verteidigungsmitteln angeführt werden die Feilhaare — vielleicht Züchtungsprodukte der omnivoren Schnecken — und die starken Dornen der Akazien (vergl. weiter oben S. 9), welche Schutzwaffen ohne Zweifel durch große, pflanzenfressende Tiere gezüchtet worden sind. Auch unter den chemischen Schutzmitteln wird es, neben den Substanzen, welche zahlreiche omnivore Tiere abzuhalten vermögen, nicht an Beispielen fehlen, wo eine bestimmte Sorte von Schutzmitteln ganz besonders auf eine bestimmte Gruppe von Feinden paßt, d. h. Eigenschaften besitzt, welche diesen Feinden besonders unangenehm oder gefährlich sind und welche man infolgedessen mit großer Wahrscheinlichkeit als Züchtungsprodukte dieser Tiergruppe ansehen kann. Besondere Aufmerksamkeit verdienen in dieser Hinsicht die Umbelliferen. Während nämlich die von den Vögeln mit Vorliebe aufgesuchten Früchte der meisten einheimischen Compositen (Carduaceen, Cichoraceen) bis zu ihrer völligen Reife den Augen der Vögel entzogen sind und die Hüllblätter der Fruchtköpfchen sich erst von den flugfertigen Früchten zurückschlagen, sind bei der Mehrzahl der Doldenge-

wächse die auffälligen Früchte den Vögeln wie auf dem Präsentierteller dargeboten, da die Stiele der Dolden und Döldchen ebensoviele bequeme Anflugsorte darstellen.

Das Umbelliferenquartier des hiesigen botanischen Gartens liegt dicht unter meinem Arbeitszimmer, so daß ich fortwährend Gelegenheit habe, den Vogelbesuch zu kontrolieren. Von der Blüte bis zur Fruchtreife sind die großen Formen (Heracleum, Pastinaca u. s. w.) fleißig von Vögeln besucht, aber nicht von Körnerfressern, sondern von Insektivoren, wie Meisen, Grasmücken, Fliegenschnäpper, welche zur Blütezeit den die Bestäubung vermittelnden Insekten nachstellen und später die Blattläuse und andere Insekten, die an den Doldengewächsen leben, ablesen. An die Früchte machen sich die Vögel, wie auch OTTO KUNZE bemerkt, nicht heran, und ohne Zweifel sind daran die in den Ölstriemen vorhandenen chemischen Substanzen (meist ätherische Öle) Schuld. Auch in der Gefangenschaft ließen bei meinen Versuchen Sperlinge die Früchte verschiedener Umbelliferen unangetastet. Die darin enthaltenen Stoffe sind diesen Tieren nicht nur widerwärtig, sondern wirken auch in geringen Quantitäten tötlich auf ihren Organismus.

Ein Sperling, welchem zehn ganze Früchte von Archangelica officinalis aufgezwungen worden waren, war nach der Prozedur munter und fraß mit Appetit zahlreiche Weizenkörner; am anderen Morgen war er tot. Ein junger Sperling ertrug ohne Nachteil zwei eben reife Früchte von Carum carvi, starb aber über Nacht nach der Einnahme von fünf Früchten dieser Pflanzen. Fünfzehn Früchte von Foeniculum officinale reichten hin, um einen anderen, ausgewachsenen Sperling zu töten.

Die Wirkung der in diesen Früchten enthaltenen Gifte ist also außerordentlich energisch, und es wäre von Interesse festzustellen, ob andere gleich große Tiere, z. B. kleine Säugetiere, in demselben Grade empfindlich sind wie die Vögel. Trifft dies nicht zu, so liegt, wie schon hervorgehoben, die Annahme sehr nahe, die Ausbildung der Gifte der, von den Vögeln besonders bedrohten, Umbelliferenfrüchte ganz speziell der auslesenden Thätigkeit der Vögel zuzuschreiben.

Die Pflanzen, bei welchen nur ein Schutzmittel vorkommt, oder vorsichtiger ausgedrückt, wo nur ein Schutzmittel besonders in den Vordergrund tritt, sind bei weitem nicht so zahlreich als diejenigen, bei welchen Häufung oft der verschiedenartigsten Schutz-

mittel angetroffen wird. Wenn hier ein kurzer Überblick über die hier angedeuteten Punkte gegeben wird, so braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß derselbe nur als ein durchaus provisorischer gelten kann. Ohne Zweifel wird es gelingen, bei den angeführten Pflanzen die Zahl der Schutzmittel zu erhöhen, und es gelänge jetzt schon leicht, auf Grund der vorliegenden Daten, viel kompliziertere Fälle als die hier bloß zur Exemplifizierung mitgeteilten anzuführen.

Von Pflanzen, welche einfache Verhältnisse aufweisen, nennen wir hier Arum maculatum, Acorus calamus, Saxifraga crassifolia (viel Gerbstoff), Menyanthes trifoliata (Bitterstoff), Alliumarten, ferner die meisten Lebermoose. Bloß mechanisch geschützt sind die Equiseten, die Mehrzahl der Gräser und Cyperaceen. Den Gräsern gewährt die Verkieselung der Membranen der Epidermiszellen einen genügenden Schutz gegen die Angriffe der Schnecken, nicht aber gegen die der Nager und Wiederkäuer. Bloß einige wenige, sehr harte Gräser, wie z. B. Nardus stricta und Molinia coerulea werden von denselben meist verschont. Zu der Verkieselung der Zellhäute treten nun bei manchen Formen andere Schutzmittel hinzu. Doppelten Schutz treffen wir schon in Europa bei manchen Festucaarten, deren spitze Blätter den Tieren die Angriffe erschweren. Bei einer relativ geringen Gräserzahl finden sich chemische Schutzmittel: bei Anthoxantum odoratum das Cumarin, bei Corynephorus canescens, welches von keinem Tier berührt wird (KUNTZE, S. 49), ein Bitterstoff. Giftig sind nach KUNTZE ferner einige ausländische Gräser.

Mit zweierlei Schutzmitteln ausgestattet finden wir ferner folgende Pflanzen: Lemna polyrhiza, minor und trisulca: Rhaphiden und Gerbstoff in besonderen Zellen. Wolffia arhiza besitzt bloß eines dieser Schutzmittel, nämlich Gerbstoff.

Salvinia natans (vergl. weiter oben S. 37 u. 56) führt außer den zugespitzten Haaren Gerbstoff im Innern der Vegetationsorgane und in den vergänglichen mehrzelligen Haaren.

Bei Peperomiaarten finden wir ätherisches Öl und Rhaphiden.

Rumex acetosa und Verwandte enthalten Sauerkleesalz und Gerbstoff.

Viele Cruciferen besitzen Feilborsten als Schutzmittel

gegen Schnecken, die scharfen Stoffe gegen höhere Tiere; desgleichen verteidigen sich

Chaerophyllum temulum und Papaver rhoeas durch ihren Borstenüberzug gegen die Angriffe der Schnecken, durch Gifte gegen höhere Tiere.

Carduus benedictus hat dornige Blätter und Drüsenhaare mit Bitterstoff.

Oenothera biennis: Rhaphiden und Gerbstoff in erheblichen Quantitäten.

Urtica dioïca: Brennhaare gegen höhere Tiere, Feilborsten gegen Schnecken.

Bei Oxalis acetosella lassen sich leicht dreierlei Schutzmittel nachweisen: Sauerkleesalz, Gerbstoff und Feilborsten. Circaea lutetiana führt Haare mit sauer schmeckendem Exkret (vgl. S. 41), Rhaphiden und Gerbstoff. Bei den offizinellen Smilaxarten kommen in Betracht: Dornen an Stengeln und Blättern, Rhaphiden und das mit dem Saponin verwandte Parillin.

Bei Aloëarten: stechende Zähne des Blattrandes, eine Unmasse von Rhaphiden, die bitter schmeckenden Exkrete.

Bei Pontederia crassipes führen die Diaphragmen des schwammigen Blatstiels die lang zugespitzten, ins Lumen hervorstarrenden Kalkoxalatkrystalle und außerdem Rhaphidenzellen und Gerbstoffzellen.

Ich begnüge mich mit diesen wenigen, lückenhaften Andeutungen, die beliebig ausgedehnt werden könnten, um zu einem anderen Punkt, dem Vicariieren der Schutzmittel überzugehen.

2. Vicariieren der Schutzmittel bei verschiedenen Pflanzen.

Für eine Anzahl von Pflanzenfamilien sind gewisse Schutzmittel durchaus charakteristisch; sie kommen entweder sämtlichen Vertretern der Familien zu oder fehlen doch nur bei wenigen Formen. Dies gilt z. B. für die Verkieselung bei den Gräsern, Cyperaceen, Equisetaceen; das Vorkommen von Feilhaaren für die Asperifolien; das Vorhandensein von Rhaphiden für die Amaryllideen, Asparageen, Orchideen, Onagrarieen; die Verbreitung von Bitterstoffen bei den Gentianeen, der Gerbsäuren bei den Farnen, Rosaceen, Geraniaceen, Papilionaceen, Ericineen; der ätherischen Öle bei den Labiaten, der Alcaloïde bei den Solaneen. In anderen Familien herrscht dagegen eine große Mannigfaltigkeit in der

angedeuteten Beziehung, so namentlich in den allerdings sehr umfangreichen Gruppen der Compositen, Araceen und Liliaceen.

Der Vergleich verwandter Pflanzengruppen in bezug auf Ausstattung mit verschiedenartigen Schutzmitteln fördert manche bemerkenswerte Ergebnisse zu Tage und zeigt uns, in welch hohem Grade auch andere Organisationsverhältnisse hierdurch mit beeinflußt werden.

Es kann kaum ein größerer Gegensatz gedacht werden als der, welcher sich zwischen den Vertretern der beiden Gruppen der Muscineen — den Laubmoosen und Lebermoosen — in bezug auf die Ausbildung der Schutzmittel offenbart. Bei den ersteren finden wir vielleicht ausschließlich mechanische, bei den letzteren vorwiegend chemische Schutzmittel. Beiderlei Schutzmittel vicariieren also miteinander in den beiden Unterabteilungen der Klasse der Moose.

Die so zart gebauten, vollständig harmlos aussehenden Lebermoose, welche dem Boden oberflächlich angeschmiegt, anscheinend schutzlos allen Angriffen ausgesetzt sind, bleiben, wie in dieser Abhandlung gezeigt worden ist, dank ihrem unangenehmen Geschmack von omnivoren Tieren verschont. Dasselbe gilt auch von den Laubmoosen, welche wie bekannt, auch von Wiederkäuern nur ungern gefressen werden.

TREFFNER[1]) giebt von Stoffen, welche bei den Laubmoosen etwa als chemische Schutzmittel in Betracht kommen könnten, nur Gerbstoffartige Substanzen an, die bei Polytrichum commune und Mnium affine, wo sie noch verhältnismäßig häufiger sind, doch nur in Spuren vorkommen. Die mikrochemische Untersuchung, die ich mit verschiedenen Arten vorgenommen habe, ergab mir nur zweifelhafte Resultate[2]). Jedenfalls sind Gerbsäuren, wenn sie überhaupt bei den Laubmoosen vorkommen, nur in solchen geringen Mengen vorhanden, daß sie als Schutzmittel gegen Schnecken und auch gegen andere Tiere nicht in Betracht kommen können. Überhaupt ist im Gegensatz zu den Lebermoosen der Geschmack der Laubmoose — soweit sich wenigstens meine Beobachtungen erstrecken — durchaus milde und angenehm.

---

1) Beiträge zur Chemie der Laubmoose. Dissertation. Dorpat 1881.

2) Vergl. auch PFEFFER, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Untersuchungen a. d. Bot. Institut zu Tübingen, Bd. II.

Von Schneckenfraß ist an diesen Gewächsen draußen nichts oder nur wenig zu sehen und auch bei Fütterungsversuchen verhielten sich die Schnecken meist ablehnend. Immerhin fraßen sie gewöhnlich lieber frische als ausgelaugte Laubmoospflanzen (vgl. S. 30), woraus schon zu entnehmen ist, daß hier mechanischer Schutz vorliegt. Einige Moose sind so hart, daß sie von den Schnecken (Limax agrestis, Arion hortensis, Helix hortensis), auch in der größten Not, kaum beschädigt werden (Polytrichum formosum, Atrichum undulatum, Mnium cuspidatum, Hypnum purum, Hylocomium triquetrum). Wo an den Moosen Spuren von Fraß zu bemerken waren, hatten die Tiere (Limax agrestis) nur die weicheren Teile der Blätter verzehrt. Bei Mnium spec. war z. B. in einzelnen Fällen die Lamina mit Ausschluß des derben Mittelnervs und des gesägten Blattrandes verschwunden. Von Hypnum purum war nur hier und da nach längerer Zeit ein Stengel angebissen worden.

Härte der Zellhäute, sowohl bei glatter als bei rauher Oberfläche, können wir hier als die Schutzmittel bezeichnen, die in großer Formenmannigfaltigkeit vorkommen. Ich erinnere hier bloß an die starren Spitzen der Blätter vieler Moose und an deren scharf gesägten Rand (Mnium, Polytrichum, Bartramiaarten), an die spitzen Zähnchen der Paraphyllien von Thuidium tamariscinum, an die Warzen und spitzen Höckerchen, welche die Blattfläche vieler Arten (Andreaea petrophila, Orthotrichum Lyellii, Thuidium tamariscinum, Racomitrium lanuginosum u. s. w.) uneben machen, an die rauhen Kapselstiele von Buxbaumia aphylla (siehe weiter oben S. 70) und Brachythecium rutabulum.

Die Widerstandsfähigkeit der Laubmoose gegen die Angriffe der Schnecken beruht wohl hauptsächlich auf dem hohen Kieselsäuregehalt der Membranen, welcher nach TREFFNER (l. c. S. 58) namentlich bei Funaria hygrometrica ganz beträchtlich ist.

Der weiter oben hervorgehobene Gegensatz von chemischem und mechanischem Schutz in den beiden Abteilungen der Moosklasse, ist nicht ganz durchgreifend. Zwar ist es mir noch nicht gelungen, chemische Verteidigungsmittel bei Laubmoosen aufzufinden; mechanische sind aber bei Lebermoosen in nicht zu verkennender Weise vorhanden. Vor allem verdienen einige Riccien der Erwähnung. Bei der schwimmenden Riccia natans finden wir außer den „Schutzkörpern“, welche sowohl im Thalluskörper

als in den Ventralschuppen vorhanden sind, mechanische Waffen. Die von der Unterseite des Thallus ausstrahlenden langen Ventralschuppen sind, namentlich nach der Spitze hin, mit scharfen Zähnen versehen. Eine andere landbewohnende Riccia (R. ciliata) trägt am Rande des Thallus abstehende Feilborsten, welche sich am Scheitel über dem eingesenkten Vegetationspunkt, denselben gegen Verletzung schützend, zusammenneigen.

Ein ebenso scharfer Gegensatz wie zwischen Laub- und Lebermoosen existiert unter den Pteridophyten zwischen den Equiseten und Farnen. Während bei den Farnen mit wenigen Ausnahmen nur chemische Schutzmittel gefunden werden — Gerbsäuren, Filixsäure bei Filix mas — sind die allerdings in der Jetztwelt bloß durch eine einzige Gattung vertretenen Equisetaceen wohl ausschließlich mechanisch, durch die verkieselten Zellwände, verteidigt.

Innerhalb einer und derselben Familie, deren Vertreter nicht durch ein gemeinsames Schutzmittel charakterisiert sind, sehen wir häufig einzelne Unterabteilungen oder Gattungen durch bestimmte Schutzwaffen gekennzeichnet. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Familie der Liliaceen.

Rhaphiden kommen den Vertretern zahlreicher Gattungen zu (Scilla, Hyacinthus, Ornithogalum, Gagea u. s. w.). Bei der Gattung Allium fehlen die Rhaphiden, hier finden wir als vicariierende Verteidigungsmittel das scharfe Knoblauchöl. Bei Lilium, Tulipa, Fritillaria, welche sowohl des Knoblauchöls als der Rhaphiden entbehren, finden sich noch nicht genauer bekannte Gifte (bei Tulipa das Tulipin vgl. Husemann).

Die Familie der Araceen, deren anatomische Verhältnisse so genau untersucht [1]) und bereits für die systematische Einteilung benutzt worden sind [2]), würde ganz besonders Anlaß zu instruktiven vergleichenden Betrachtungen geben. Hier sei bloß auf Arum maculatum und Acorus calamus hingewiesen. Die Rhaphiden bei der ersteren und den in den Sekretbehältern enthaltenen scharfen Stoff bei der zweiten Pflanze können wir als vicariierende Schutzmittel ansprechen.

---

1) van Tieghem, Recherches sur la structure des Aroïdées. Annales des sc. nat. 5e serie, T. V.

2) Engler, Beiträge zur Kenntnis der Araceae in Engler's Botanischen Jahrbüchern.

Auch innerhalb einer eng umgrenzten Gattung bleiben sich in manchen Fällen die Schutzmittel nicht gleich und zwar können bei nahe verwandten Pflanzen verschiedene chemische Schutzmittel miteinander vikariieren oder aber auch chemische mit mechanischen. Für den ersteren Fall liefert uns die Gattung Sedum ein ausgezeichnetes Beispiel.

Unsere Fettpflanzen aus den Familien der Crassulaceen und Saxifrageen werden, wie Kerner (l. c.) erwähnt und in den Alpen, wo diese Pflanzen besonders massenhaft vorkommen, leicht zu beobachten ist, von den weidenden Rindern verschmäht und zwar hauptsächlich wegen ihres astringierenden Geschmacks. Im Sommer kommt allerdings hierzu der intensiv saure Geschmack, der aber z. B. bei Sempervivum tectorum im Winter ganz und gar der Astringenz gegenüber zurücktritt. Auch Schnecken lassen die gerbstoffreichen Blätter unberührt und vertilgen sie rasch erst nach Entfernung des Gerbstoffs oder nach Niederschlagung desselben vermittelst Kalibichromat.

Bemerkenswert ist das Verhalten der zwei einander sonst sehr nahe stehenden Sedumarten: S. boloniense (sexangulare) und S. acre. Die erstere Art verhält sich wie die meisten anderen Gattungsgenossen. In ihren Blättern führt sie Gerbstoff in Epidermiszellen, ferner beträchtliche Mengen Gerbstoff in isolierten Zellen des Rindengewebes und in der Leitscheide um die Gefäßbündel [1]). Der Geschmack der Blätter ist stark zusammenziehend. Bei Sedum acre tritt der Gerbstoff sehr zurück. In den Zellen des Blattparenchyms, die bei S. boloniense davon am meisten führen, fehlt er hier vollständig. Ich fand ihn zur Blütezeit nur in der Leitscheide und in den Gefäßbündeln, im Winter außerdem in rot gefärbten Zellen der Oberhaut. Dem geringen Gerbstoffgehalt entsprechend, ist hier von astringierendem Geschmack der Blätter nichts wahrzunehmen, dafür tritt aber der bekannte brennend scharfe, durch ein Alkaloïd [2]) bedingte Geschmack um so deutlicher hervor.

---

1) Genaueres „über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen" in der unter diesem Titel veröffentlichten Arbeit von Ed. Wagner, Dissert. Gött. 1887.

2) Mylius, Arch. f. Pharmazie, 3. Reihe, Bd. I, 1872. Jüngst, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Sedum acre. Arch. f. exper. Pathologie u. Pharmacologie von Naunyn und Schmiedeberg, Bd. XXIV, 1888.

Bei den beiden Sedumarten vicariieren also als Schutzmittel Gerbstoff und das brennend scharfe Alkaloïd. Gerbstoff besitzen beide Arten, aber nur bei S. boloniense hat derselbe eine derartige Steigerung erfahren, daß er gegenüber Tieren, welche gegen Gerbstoff nicht besonders empfindlich sind, eine namhafte Schutzwirkung ausüben kann. Von Interesse wäre es festzustellen, ob das Alkaloïd nicht auch bei S. boloniense wenigstens spurweise vorkommt.

3. Wechsel der Schutzmittel in verschiedenen Teilen einer und derselben Pflanze.

Es giebt gewiß nur wenig Pflanzen, welche in allen ihren Teilen dieselben Schutzwaffen ausbilden. Ganz abgesehen von der blühenden Region, in welcher bei vielen Pflanzen mechanische und chemische Schutzmittel auftreten, die den Vegetationsorganen abgehen (vergl. KERNER in beiden zitierten Schriften), ist es gar nicht selten, daß auch an den Vegetationsorganen einer und derselben Pflanze verschiedene Schutzmittel einander ergänzen oder gar miteinander vicariieren.

Zwischen Blatt und Stengel treten in bezug auf die Ausrüstung mit Schutzmitteln nicht selten erhebliche Unterschiede hervor. Statt vieler Beispiele mag hier bloß ein genauer experimentell verfolgter Fall mitgeteilt werden.

Zu den für die Familie der Labiaten charakteristischen Drüsen, welche ätherisches Öl sezernieren, kommen in vielen Fällen Feilhaare hinzu. Bei Hyssopus officinalis ist der schwach drüsige Stengel von solchen abwärts gerichteten Haaren rauh; die stark drüsigen Blätter sind dagegen nur spärlich behaart. Legen wir einen beblätterten Stengel dieser Pflanze der Gartenschnecke vor, so frißt, wie wir das schon in zahlreichen ähnlichen Fällen beobachtet haben (vgl. S. 57), das Tier zuerst die borstigen Stengel weg und läßt die besser chemisch geschützten Blätter liegen. Behandeln wir aber das Objekt vorher mit Alkohol, so verschwinden nunmehr zuerst die Blätter, während der noch durch seinen Borstenüberzug verteidigte Stengel erst später angegriffen wird. Diese auch bei anderen Labiaten (z. B. Thymus serpyllum) verbreitete Kombination ist ein lehrreiches Beispiel für partielle gegenseitige Vertretung von chemischen und mechanischen Schutzmitteln, die sich in ihrer Wirkung unterstützen.

Besonders große Unterschiede in der Ausbildung der Verteidigungsmittel wird man aber in vielen Fällen zwischen den oberirdischen und unterirdischen Organen, speziell den Wurzeln, auffinden. Erstens sind beiderlei Organe durch ihr Vorkommen über oder in der Erde den Angriffen verschiedener Feinde ausgesetzt und zweitens sind über die Oberfläche der Wurzel hervorragende Schutzmittel, wie Drüsenhaare, Borstenhaare gemäß der Organisation der Wurzel nicht möglich. Wir werden daher auch bei Pflanzen, welche äußere Schutzmittel der angedeuteten Art an ihren oberirdischen Organen führen, in dieser Beziehung besonders große Unterschiede vorfinden. In anderen Fällen wieder werden sich die Schutzmittel in Wurzeln und Sprossen im wesentlichen gleich bleiben. Durch biologische Gesichtspunkte geleitete vergleichende Untersuchungen versprechen eine reiche Ernte auf diesem Gebiete.

Innere Schutzmittel, und zwar sowohl mechanische als chemische, sind wohl in der Mehrzahl der Fälle durch die ganze Pflanze verbreitet. Milchröhren, Balsamgänge, verschiedenerlei andere innere Drüsen, Rhaphiden treten meist, wie in den Stengeln und Blättern, so auch in den Wurzeln auf, so daß es unnütz ist, einzelne Beispiele anzuführen. Von größerem Interesse sind diejenigen Pflanzen, bei welchen in Wurzeln und Sprossen verschiedene Schutzmittel mit einander vicariieren. Sehr eigentümlich verhalten sich Arten der Gattung Acacia.

An den oberirdischen Teilen treten bei vielen Formen die uns hier nicht näher interessierenden Dornen auf und in den Blättern, Phyllodien und Axen finden sich beträchtliche Mengen von Gerbstoffen, welche den stark astringierenden Geschmack der oberirdischen Teile bedingen. In den Wurzeln fehlt nun aber merkwürdigerweise der Gerbstoff — untersucht habe ich Acacia longifolia, A. pulchella, A. lophantha, A. verticillata — dafür aber treten ein starker, den Gärtnern wohl bekannter Knoblauchgeruch und ein scharfer Geschmack hervor, welche beide den oberirdischen Organen durchaus fehlen.

Einen anderen sehr eigentümlichen Fall des Vicariierens verschiedenartiger Schutzmittel bietet die schon den Alten unter dem Namen Chamaeleo albus[1]) bekannte nordafrikanische Pflanze. Die Wurzel der genannten Art (Atractylis gummifera) ent-

1) Baillon, Dictionnaire de Botanique, Paris 1876, T. I.

hält ein heftig wirkendes Gift, während die Blätter, welche jung in Algerien als Salat genossen werden, den bei Disteln gewöhnlichen Dornenschutz besitzen.

Wenn im vorhergehenden vom Vikariieren von Schutzmitteln gesprochen worden ist, so war dies bloß im biologischen Sinne gemeint: gewisse Struktureigentümlichkeiten oder Exkrete vertreten einander im Verteidigungskampfe der Pflanze gegen die Tierwelt. Bald sind es verkieselte oder verkalkte Zellhäute, welche mit dem Inhalt von Exkretbehältern vikariieren, bald sehen wir Rhaphiden (Arum) an Stelle anderer Exkrete (Acorus) auftreten. Von Homologie der einander vertretenden Gebilde kann natürlich in solchen Fällen keine Rede sein. Umgekehrt können übereinstimmender Bau, Anordnung und Entwickelung gewisser Gewebeformen nicht auf dieselbe Funktion schließen lassen.

Die ganze Organisation der Milchröhren ist in vielen Fällen wenigstens nicht anders verständlich, als wenn man in ihnen die Behälter und Vehikel von chemischen Schutzmitteln erblickt, wobei nicht ausgeschlossen ist, daß sie noch andere Funktionen haben können. Die geringste Verletzung mancher Milchpflanzen (Euphorbia, Lactucaarten) bringt einen, durch die bekannte Anordnung der Milchröhren (siehe weiter unten) bedingten, großen Stoffverlust mit sich, der reine Verschwendung wäre, wenn er nicht zugleich einen Vorteil mit sich brächte. Es ist nicht denkbar, daß ohne Vorteil solche verschwenderische Einrichtungen hätten zur Ausbildung gelangen können. Wird eine der oben erwähnten Pflanzen mit giftigem oder bloß widerlich schmeckendem Inhalt der Milchröhren an irgend einer Stelle von einem Tier angebissen, so wird der unter hohem Druck stehende Inhalt nach der gefährdeten Stelle hinbewegt, um sich in die Mundteile des Angreifers zu ergießen. (Dem in den Milchröhren enthaltenen Gummi mag die Funktion zukommen, die Wunden zu verstopfen und zu verkleben [1]).

Diese Bedeutung der Milchröhren kann nun bei gleichzeitiger Ausbildung anderer ergiebiger Schutzmittel bei gewissen Pflanzen

---

1) Vergl. de Vries, Sur la fonction des matières résineuses dans les plantes. Archives néerlandaises T. XVII. E. Schmidt, Botanische Zeitung 1882, S. 462. Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen, in Sitzungsberichten der Berliner Akad. 1885.

verloren gegangen sein. Solch ein Fall liegt vielleicht bei manchen Campanulaceen, welche andere sehr wirksame mechanische Schutzmittel (Feilborsten oder Oberhautzähne) besitzen, vor. Von zahlreichen Arten, deren Milchsaft ich gekostet habe, war er mit wenigen Ausnahmen selbst zur Blütezeit, wo der unangenehme Geschmack der Milchsäfte vieler Pflanzen eine Steigerung zu erfahren pflegt, vollkommen milde und süß. Bei diesen Pflanzen scheinen also die Milchröhren die ihnen in der Mehrzahl der Fälle zukommende, ursprüngliche Bedeutung, die Träger von chemischen Schutzmitteln zu sein, verloren zu haben und bloß noch als Bahnen für die Stoffbewegung zu dienen. Auf die Richtigkeit des angeführten Beispiels lege ich kein besonderes Gewicht. Es sollte daran bloß gezeigt werden, daß biologische Gesichtspunkte herbeigezogen werden müssen bei Behandlung der vergleichenden Anatomie der Sekretionsorgane. Erst wenn dies einmal geschieht, wird es gelingen, die noch so unklare Rolle der Milchsaftbehälter und die bekannten Korrelationserscheinungen zwischen Milchröhren und Siebröhren unserem Verständnis näher zu rücken.

Das vorstehende Beispiel können wir auch benutzen, um der Ansicht Ausdruck zu geben, daß bei inneren Organen, wie den Milchröhren, ebensogut wie bei äußeren ein Funktionswechsel eintreten kann, der im Zusammenhang mit der Einwirkung der Außenwelt, hier speziell des Tierreichs steht. Der Einfluß der Tierwelt macht sich nicht nur in den nach außen zutage tretenden Einrichtungen des Pflanzenleibes, sondern auch in den inneren Strukturverhältnissen und ganz besonders auch in den Exkretionsapparaten geltend. Die jetzt sehr im Aufblühen begriffene vergleichende Pflanzenanatomie mit Anwendung auf die Systematik benutzt zu ihren Deduktionen mit Vorliebe auch die Exkretionsorgane der Pflanzen, und nicht selten wird hier von der stillschweigenden oder auch offen ausgesprochenen Voraussetzung ausgegangen, daß dieselben in höherem Grade als andere Organsysteme äußeren Einflüssen entzogen seien. Ob dies aber mit Recht geschieht, das ist eine Frage, deren Beantwortung ich dem Leser dieser Abhandlung überlassen will.

4. Allgemeine Verbreitung der Schutzmittel.

Bis jetzt ist es dem Verfasser dieser Abhandlung nicht gelungen, eine wildwachsende Phanerogame zu finden, welche nicht gegen gewisse Schnecken in irgend einer Weise geschützt wäre.

Da jedoch meist Kräuter und Stauden zu den Versuchen herangezogen worden sind, so könnte vielleicht die Einwendung gemacht werden, daß Bäume und Sträucher, welche in Folge ihres Wuchses den Angriffen dieser Tiere weniger ausgesetzt sind, eines Schutzes gegenüber denselben kaum bedürftig seien. Wenn dies auch für erwachsene Pflanzen mit gewissen Einschränkungen richtig ist, so darf doch nicht vergessen werden, daß im Keimlingsstadium diese Pflanzen ganz denselben Gefahren wie niedrige Pflanzen ausgesetzt sind. Der große Schaden, welchen Schnecken den Keimpflanzen von Bäumen und Sträuchern zufügen, ist sattsam bekannt. DARWIN (Entstehung der Arten Kap. III) sah von 357 Sämlingen unserer verschiedenen Holzarten, die auf einem kleinen Raum zusammen sich entwickelt hatten, nicht weniger als 295 hauptsächlich durch Schnecken und Insekten zerstört werden.

Die Zerstörung wäre ohne die Schutzmittel, chemische und mechanische, welche diese Pflanzen besitzen, eine noch viel größere, vielleicht vollständige gewesen. Ich will hier nicht die Versuche, die ich mit verschiedenen Bäumen, Nadelhölzern, Pappeln, Weiden, Ahorne, Ulmen, Buchen, Birken, Erlen, Linden, Weißdorn u. s. w.) ausgeführt habe, im einzelnen mitteilen, sondern bloß das allgemeine Resultat hervorheben, daß ich alle diese Pflanzen mit Schutzmitteln versehen fand, nach deren Entfernung die Blätter rasch der Zerstörung seitens der Schnecken anheimfielen. Häufig sind auch hier, wie bei Kräutern, die rauhen Blätter den weichen gegenüber im Nachteil: so wird das rauhe Blatt von Broussonetia papyrifera lieber benagt als das glatte, weiche von Morus alba; Ulmus und Corylus haben mehr zu leiden als Fraxinus und Acer (vgl. weiter oben S. 61 u. ff.).

Schutzlos den von mir berücksichtigten Schnecken preisgegeben, fand ich nur Kulturpflanzen, vor allem den Salat (Lactuca sativa), so lange er jung ist. Selbst von den empfindlichen Arten, wie Helix hortensis, H. fruticum wird er mit Vorliebe verzehrt. Der Salat ist daher auch nur unter dem Schutz des Menschen existenzfähig, der oft genug einen erfolglosen Kampf mit den gefräßigen Mollusken zu bestehen hat. Die Keimpflanzen von Lactuca scariola, von der nach der übereinstimmenden Ansicht der Botaniker[1]), der Salat nur eine Kultur-

1) ALPHONSE DE CANDOLLE. Der Ursprung der Kulturpflanzen. Internationale wissensch. Bibliothek. Deutsche Übersetzung 1884, S. 118.

form sein soll, wird von denselben Schnecken nur im ausgelaugten Zustande gern gefressen.

Kartoffeln und Möhrenwurzeln, welche den verschiedenen Schneckenarten so sehr zusagen, sind durch ihr Vorkommen in der Erde den Angriffen dieser Tiere weniger ausgesetzt. Die Kartoffel ist übrigens schon durch ihren Peridermüberzug den schwächeren Formen schwer zugänglich. Der Raps (Brassica napus), welcher oft sehr stark von der Ackerschnecke (Limax agrestis) heimgesucht wird, ist gegen die zarteren Schneckenarten, wie Helix hortensis schon verhältnismäßig gut geschützt. Die Bedeutung der Verkieselung für die Gräser, des Gerbstoffgehalts für die Papilionaceen, welche trotz dieser Verteidigungsmittel bedeutend von der Ackerschnecke geschädigt werden können, ist bereits an anderer Stelle besprochen worden.

Nicht anders als bei den Phanerogamen verhält es sich bei den Kryptogamen. Alle genauer untersuchten größeren Formen fand ich mit Schutzmitteln gegen omnivore Schnecken versehen, Pteridophyten und Bryophyten, Algen, größere Pilze und Flechten, sie alle würden ohne gewisse Schutzeinrichtungen rasch der Zerstörung anheim fallen. Die Ergiebigkeit des Schutzes ist bei niederen wie bei höheren Pflanzen außerordentlich verschieden. Raschwüchsigkeit, ergiebiges Regenerations- und Reproduktionsvermögen, das sind alles Eigenschaften, welche den Mangel an besonders energischen und vielseitig wirksamen Schutzmitteln bis zu einem gewissen Grad ausgleichen können. Pflanzen, denen jene Vorzüge abgehen, müssen natürlich um so besser geschützt sein. Während z. B. unter den Algen die raschwüchsigen, stark sich vermehrenden Chlorosporeenformen, trotz ihrer Schutzwaffen, von größeren Wasserschnecken in Unzahl vertilgt werden, bleiben die langsamer wachsenden Batrachospermumrasen unberührt; die ebenfalls trägwüchsigen Chroolepusarten werden von den Landschnecken verschont.

Unter den Lebermoosen werden (vgl. S. 50) die reichlich mit Brutknospen versehenen Lunularia und Marchantia rascher vertilgt als Fegatella und Reboulia.

Auch bei den Phanerogamen sind trägwüchsige Pflanzen besonders gut geschützt: Daphne mezereum, Taxus baccata. Dasselbe gilt auch für Gewächse mit exponierter Lebensweise: die Frühlingspflanzen mit kurzer Vegetationszeit und auffallenden Blüten, Knollen- und Zwiebelgewächse, viele bisannuelle sind mit energisch wirksamen Schutzwaffen versehen. Von exotischen

Pflanzen sei hier nur auf das große Kontingent von Giftpflanzen, welches die Lianen der tropischen Urwälder stellen, hingewiesen.

In Bezug auf die Verteilung der Schutzmittel auf die verschiedenen Teile der Pflanzen läßt sich nur das eine Allgemeine sagen, daß keine Organkategorie und vielleicht überhaupt kein Organ derselben vollständig entbehrt. Dort, wo man ihr Vorhandensein am wenigsten vermuten würde, treten sie oft in sehr auffallender Weise hervor.

Organe, welche für die Erhaltung des Individuums oder der Art besonders wichtig sind, zeigen sich den übrigen Teilen derselben Pflanze gegenüber häufig besonders gut mit Verteidigungsmitteln ausgerüstet.

Für die Blüten ist auf KERNER's mehrfach zitiertes Werk hinzuweisen. KERNER (S. 204) hebt hervor, dass weidende Tiere von denjenigen Pflanzen, deren Blätter ihnen zur Nahrung dienen, vielfach die Blüten verschonen, und führt eine Reihe von Beispielen an, die diesen Satz bekräftigen. In vielen Fällen treten nämlich in der blühenden Region zu den in den Vegetationsorganen vorhandenen Schutzmitteln neue hinzu oder dieselben erfahren eine quantitative Zunahme. Daß die Blütenköpfe vieler Kompositen noch stärker bewehrt sind als die Vegetationsorgane, ist einem jeden bekannt; aber auch innere Schutzmittel zeigen in mehreren genauer untersuchten Fällen nach der blühenden Region hin eine Steigerung in quantitativer Beziehung.

Bei Sedum dasyphyllum, S. album, S. sexangulare nimmt an blühenden Exemplaren der Gerbstoffgehalt nach der blühenden Region hin zu. In verschiedenen Höhen durch die Blütenstandaxe geführte Querschnitte färben sich mit Eisenchlorid um so intensiver, je näher den Blüten die Querscheiben entnommen worden sind. Auch die Kronen-, noch mehr aber die Kelchblätter zeichnen sich durch ihren astringierenden Geschmack aus. Bei dem scharf schmeckenden Sedum acre zeigt die Schärfe nach den Blüten hin ebenfalls eine Steigerung.

An Ausnahmen von der erwähnten Regel fehlt es allerdings nicht, und öfters sah ich Schnecken mit Vorliebe an Blüten fressen. So findet man häufig Arionexemplare an den Blütenköpfen von Leontodon taraxacum. Auch andere Schneckenarten benagen gern die abgefallenen, aber noch frischen Blüten verschiedener Sträucher und Bäume. Dies sind jedoch immerhin Ausnahmen; die Blumen bleiben sehr häufig verschont und noch mehr, wo die

Blumen von auffälliger Färbung und beträchtlicher Größe sind, sehen wir meist die ganze Pflanze mit um so kräftigeren Schutzwaffen versehen. Eine den Herbivoren durch leuchtende Farben der Blüten von weitem auffallende Pflanze, die zugleich ein diesen angenehmes Futter böte, wäre in kurzer Zeit der Vernichtung anheimgefallen. Die in den buntesten Farben prangenden Blumen unserer Wiesen und Wälder sind denn auch nur zum geringsten Teil gute Futterpflanzen, die auch im frischen Zustande gern vom Vieh gefressen werden. Die meisten guten Futtergewächse sind, mit Ausnahme einiger Papilionaceen, die zu einer Zeit blühen, wo Futter in Fülle vorhanden ist, mit unscheinbaren Blüten versehen.

Bei Vegetationsorganen, die aus irgend einem Grund den Angriffen von Tieren besonders stark ausgesetzt sind, tritt sehr häufig eine Verstärkung der Verteidigungsmittel ein. Junge, eben in Entfaltung begriffene Pflanzenteile, welche wegen ihrer Zartheit besonders gefährdet erscheinen, sind in diesem Stadium oft besser geschützt als nach vollendetem Wachstum. Borsten und Drüsenhaare werden bekanntlich sehr frühzeitig ausgebildet und stehen anfangs viel dichter gedrängt als später; ganz dasselbe gilt für viele innere Schutzmittel, wie Rhaphiden, Gerbstoff, Ölkörper, ätherische Öle u. s. w. Anfangs sind die Behälter, in welchen diese Exkrete abgelagert sind, einander sehr genähert, um später bei der Streckung der Organe immer weiter aus einander zu rücken.

Spitzen und Ränder, häufig auch die Nerven der Blätter sind der übrigen Blattfläche gegenüber oft in bezug auf Ausstattung mit Schutzmitteln bevorzugt. Auf die Mitteilung zahlreicher Beispiele, die für die mechanischen Schutzwaffen einem jeden bekannt sind, verzichtend, verweise ich hier auf einige wenige Fälle.

So sind die den Angriffen größerer Tiere zunächst zugänglichen Blattspitzen mancher Semperviven und anderer Crassulaceen dem übrigen Blatt gegenüber durch einen größeren Gerbstoffgehalt ausgezeichnet, welcher hier schon durch die dunkelrote Färbung verraten wird.

Für rhaphidenführende Blätter liegen ähnliche Beobachtungen vor. Nach BOKORNY [1]) sind bei den Dioscoreaceen, Taccaceen, Smilaceen die Rhaphidenschläuche öfters am Rande und

1) Über die „durchsichtigen Punkte“ in den Blättern. Flora 1882, S. 341.

an der Spitze des Blattes allein vorhanden oder doch wenigstens stärker angehäuft als in den übrigen Teilen der Blattfläche.

Die starke Bewaffnung der Blattstiele vieler Pflanzen mit mechanischen Verteidigungsmitteln ist allgemein bekannt; nicht minder gut ausgerüstet sind dieselben bei Gewächsen mit chemischem Schutz. Ganz besonders notwendig ist kräftiger Schutz der Blattbasen dort, wo dieselben zu einem notwendiger Weise zart bleibenden Gelenkpolster ausgebildet sind. Die von PFEFFER [1]) entdeckten Gerbstofftropfen in den Gelenkpolstern von Mimosa pudica verdienen in diesem Zusammenhang der Erwähnung, und es wird sich eine Verstärkung der Schutzmittel ohne Zweifel auch in den Bewegungsorganen anderer Pflanzen nachweisen lassen.

Auch die Wurzelhaube, das Schutzorgan der Wurzelspitze, besitzt in vielen Fällen deutlich hervortretende Schutzmittel. Rhaphiden fand HEGELMEYER [2]) in zerstreuten Zellen der Wurzelhaube sämtlicher Lemnaceen. Bei verschiedenen Peperomia-arten kommen beträchtliche Mengen ätherischen Öls in der Wurzelhaube vor. Besonders häufig ist aber darin Gerbstoff anzutreffen. Bald findet er sich gleichmäßig in allen Zellen, bald ist die in der Axenrichtung, d. h. über dem Vegetationspunkt gelegene Partie gerbstofffrei. HORN [3]) giebt dieses Verhalten für einige Kompositen mit zugespitztem Wurzelende an.

Bei Eichhornia speciosa ist der Gerbstoff auf einzelne, ziemlich regelmäßig verteilte Zellen der Wurzelhaube beschränkt.

5. Verteilung der Schutzmittel auf dem Querschnitt der Organe.

Die den Angriffen der Tiere direkt ausgesetzte Oberfläche der Pflanzenorgane ist in sehr zahlreichen Fällen der Sitz der Verteidigungsmittel. Die mechanischen Verteidigungswaffen nehmen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Peripherie der Organe ein. Seltener sehen wir sie im Innern angebracht (z. B. Rhaphiden, Schleimzellen, innere Haare der Nymphaeaceen). Die vorwiegend peripherische Anordnung der mechanischen Schutzmittel steht mit dem zu erzielenden Effekt im engsten Zusammen-

1) PFEFFER, Physiologische Untersuchungen, 1873, S. 13.
2) Die Lemnaceen, Leipzig 1868, S. 84.
3) HORN, EWALD, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Kompositen, Dissert., Göttingen 1888.

hang: durch sie wird den Tieren der Zutritt zu den Pflanzenteilen, deren Geschmack ihnen zusagt, erschwert oder unmöglich gemacht. Ganz anders die Wirkungsweise der chemischen Schutzmittel und der in dieser Hinsicht ihnen anzureihenden Rhaphiden: in den Fällen, wo den Tieren nicht schon durch den Geruchssinn die Beschaffenheit der chemisch geschützten Pflanzen verraten wird, können die chemischen Schutzmittel, mit Ausnahme der Fälle, wo sie ganz oberflächlich angebracht sind (z. B. Drüsenhaare), sich erst bei bereits eingetretener Verletzung der Pflanzen geltend machen. Intelligentere Tiere werden natürlich, von der Erfahrung Gebrauch machend, die ihnen unangenehmen Pflanzen allerdings schon an Gestalt, Färbung und Geruch zu erkennen wissen.

Wenn es sich um Schutz gegen höhere Tiere (Wiederkäuer, Nager u. s. w.) handelt, so wird es, falls die chemischen Schutzmittel nicht etwa wie manche Drüsenhaare schon bei bloßer Berührung ihre Wirkung ausüben, sondern im Innern der Organe angebracht sind, für die Wirkung ziemlich gleichgiltig sein, ob sie bei dünnen Organen, wie jungen Stengeln und Blättern, nach der Peripherie oder nach der Mitte des Querschnitts gerückt sind. In massigeren Organen, wie Stämmen und Wurzeln wird dagegen die so sehr verbreitete Ablagerung der Schutzstoffe in der Rinde, welche den Angriffen der Tiere unmittelbar ausgesetzt ist, auch größeren Tieren gegenüber von eminenter Bedeutung sein. Kommt es aber auf die Abwehr gegen kleinere Tiere, wie z. B. die Schnecken an, so muß die peripherische Anordnung der Schutzmittel auch bei jugendlichen, dünnen Organen als eine besonders vorteilhafte Einrichtung erscheinen, auch dann, wenn die Exkretbehälter nicht über die übrige Organoberfläche hervorragen. Das die Stengel- oder Blattoberfläche abraspelnde Tier bekommt gleich bei den ersten Freßversuchen die ihm unangenehmen Stoffe zu schmecken und unterläßt es, dem Pflanzenteil tiefere Wunden anzubringen. Dies der ohne weiteres einleuchtende Nutzen der so sehr verbreiteten Ablagerung der Schutzmittel entweder in der Oberhaut selber oder in den daran grenzenden Gewebeschichten, wo sie dem Assimilationsparenchym den Raum streitig machen.

Auf das Vorkommen der Alcaloide in der Epidermis, den Haaren, den äußeren Rindenschichten haben Errera, Maistriau und Clautriau (l. c.) hingewiesen, und es wird sich ohne Zweifel oberflächliche Anordnung für viele andere Schutzstoffe nachweisen lassen, wie dies z. B. für den Gerbstoff bekannt ist, der bald gleichmäßig auf alle Zellen einer bestimmten Gewebeform ver-

teilt, bald auf einzelne Idioblasten beschränkt ist. Solche Idioblasten kommen nicht nur in dem Grundgewebe, sondern auch in der Epidermis vor. Ich erinnere hier bloß an die gerbstoffführenden Schläuche der Oberhaut bei den Saxifragen der Sektion Cymbalaria, welche von ENGLER (Bot. Zeitung 1871) beschrieben worden sind, und an die gerbstoffreichen Zellen der Oberhaut der Veilchen und vieler Crassulaceen (WAGNER, l. c., S. 16).

Auch in der Wurzelepidermis kommen ähnliche Differenzierungen vor. Bei Euphorbia peplus[1]) und Ricinus communis[2]) alternieren reichlich gerbstoffführende Zellreihen mit andern, welche frei von Gerbstoff sind oder nur Spuren dieser Substanz führen. Analoge Verhältnisse werden sich ohne Zweifel für manche anderen chemischen Schutzstoffe nachweisen lassen.

Die Wurzelhaare vieler Pflanzen entbehren, trotz ihrer kurzen Lebensdauer und meist verborgenen Lage, keineswegs der Schutzmittel. Bis jetzt ist allerdings bloß das Vorkommen von Gerbstoff im Innern der Wurzelhaare verschiedener Pflanzen festgestellt worden[3]), wo er je nach den Arten in wechselnden Mengen vorkommt. Aber nicht nur im Innern der Wurzelhaarzellen, sondern auch an deren Oberfläche tritt Gerbstoff als Exkret auf. Bis jetzt fand ich diese merkwürdige Erscheinung bloß bei Oxalis acetosella, deren Wurzelhaare an der Spitze mit einem von einer zarten Hülle umgebenen Gerbstofftropfen versehen sind.

Außer der Oberhaut ist in den Wurzeln namentlich die an die Epidermis grenzende Schicht, welche DE BARY als Hypodermis bezeichnet (assise subéreuse von VAN TIEGHEM) häufig der Sitz der Schutzmittel. Bei Acorus calamus und Valeriana findet man hier (VAN TIEGHEM, Traité de Botanique p. 696) bedeutende Mengen der diesen Pflanzen eigentümlichen Exkrete. Auch Gerbstoff findet sich in dieser Zellschicht bei vielen Pflanzen in bedeutenderen Mengen eingelagert, so z. B. nach Ew. HORN bei manchen Kompositen[4]). Nach noch nicht veröffentlichten Beobachtungen des Herrn stud. VOIGT ist in der Hypodermis der

---

1) CH. DARWIN, Linnean Society Journal 1882, Bd. XIX.

2) KUTSCHER, Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanzen, Flora 1883, S. 41.

3) Vergl. PFEFFER, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, Bd. II, 1886.

4) HORN, EWALD, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Kompositen, Göttingen, 1888.

Wurzeln der Alliumarten viel Knoblauchöl enthalten. Ich verzichte auf die Mitteilung weiterer Beispiele für das Vorkommen von Schutzsekreten in der Hypodermis, deren Wandungen, wie bekannt, verkorkt und häufig stark verdickt sind. Ist die Epidermis der Wurzeln abgestorben, was meist sehr frühzeitig zu geschehen pflegt, so tritt die Hypodermis an deren Stelle und übernimmt die vorher jener Zellschicht zukommende Aufgabe, das Innere der Wurzel gegen Schädigungen zu schützen: dies die biologische Erklärung der Exkretanhäufungen in der Hypodermis.

Die bei milchenden Gewächsen meist durch die ganze Pflanze hindurch verbreiteten Milchröhren gehen in den Blättern oft bis zur Epidermis heran oder verlaufen eine Strecke weit zwischen Epidermis und Pallisadenparenchym: so in den Blättern vieler Euphorbien. Diese Strukturverhältnisse lassen sich keineswegs, wie es HABERLANDT [1]) versucht hat, aus dem von ihm aufgestellten Prinzip der Ableitung der Baustoffe erklären, sondern einzig und allein, wenn man die Milchröhren als die Träger der chemischen Schutzmittel betrachtet. Ganz besonders gilt dies aber von dem merkwürdigsten Fall peripherischer Endigung von Milchröhren, welchen TRÉCUL [2]) bei der Lobeliacee Syphocampylus manettiaeflorus entdeckt hat. Hier gehen die Zweigenden der Milchröhren zwischen den Zellen der Epidermis hindurch und springen dort selbst als kleine Papillen hervor. Auch bei einigen einheimischen Pflanzen senden die Milchsaftschläuche zarte Fortsätze über die Oberhaut hinaus. Einige Lactucaarten lassen, wie bekannt, bei der leisesten Berührung Milchsaft austreten, insbesondere an den Blütenköpfchen, an deren Hüllblättern die freien Endigungen besonders häufig sind. Die Blätter der Hüllkelche von Lactuca perennis sind mit zahlreichen abwärts geneigten haarähnlichen Fortsätzen versehen. An in Chloralhydrat durchsichtig gemachten Präparaten läßt sich der Zusammenhang dieser Fortsätze, welche sich zwischen den Epidermiszellen durchzwängen, mit dem inneren Milchröhrensystem unschwer nachweisen.

Chemische Schutzmittel findet man in tieferliegenden Geweben besonders häufig in den Scheiden um die Gefäßbündel

---

1) Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wissensch., Wien 1883.

2) Zitiert in DE BARY's Anatomie.

oder in der Nähe der letzteren. ERRERA giebt dies an für die Alkaloïde, welche bei Narcissus namentlich auch in der Endodermis der Wurzeln und in einer Scheide um die Gefäßbündel des Blütenstandes vorkommen. Auch Gerbstoff ist bei zahlreichen Pflanzen besonders massenhaft in Scheiden um die Gefäßbündel angehäuft; dasselbe Vorkommen wies Herr VOIGT für das Knoblauchöl nach. Die Frage, ob die genannten Scheiden als Leitungsbahnen der Schutzstoffe zu betrachten sind, wollen wir hier nicht untersuchen; eins ist aber sicher, daß die Ablagerung dieser Substanzen, welche auch hier häufig durch mechanische Schutzmittel in Gestalt von stark verdickten, harten Wänden vertreten sind, für die Pflanzen von der größten Wichtigkeit sein muß, denn selbst wenn Epidermis und Rindenparenchym der Zerstörung anheim gefallen sind, so finden doch kleinere, in das Innere der Organe eingedrungene Feinde noch einen weiteren Wall von Schutzwerken, welcher ihnen die Durchschneidung der für das Leben der Pflanze so wichtigen Leitbahnen — der Gefäßbündel — erschwert.

6. Frühzeitige Ausbildung der Schutzmittel.

Frühzeitige Ausbildung ist ein charakteristisches Merkmal der Schutzmittel, und zwar sowohl der mechanischen als der chemischen. Es ist eine längst bekannte, aber nicht hinreichend gewürdigte Thatsache, daß die Exkretbehälter wie Milchröhren, Harzgänge, Gerbstoffbehälter u. s. w. den anderen Geweben in ihrer Entwickelung voraneilen und oft schon in dichter Nähe der Vegetationspunkte mit ihren Exkreten vorhanden sind. Ich erinnere hier bloß an die ätherischen Öle, deren Nachweis besonders leicht ist, und welche sowohl in Drüsenhaaren (Primula sinensis) als in inneren Drüsen von Stengeln und Blättern (Acorus calamus) und oberflächlichen Drüsen von Wurzeln (Peperomia maculata) äußerst früh angelegt werden.

Für einige Alkaloïde haben ERRERA, MAISTRIAU und CLAUTRIAU [1]) die frühzeitige Entstehung ebenfalls hervorgehoben. Die mikrochemische Untersuchung zeigte ihnen, daß die Gifte schon in den Vegetationspunkten der Stengel und der Wurzeln, wie auch in den Embryonen, vorhanden sind.

---

1) Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloides dans les plantes. Mémoire couronné de la soc. roy. des sciences médic. et natur. de Bruxelles 1887.

Bei den mechanischen Schutzmitteln giebt es eine Reihe von Ausnahmen von der hier aufgestellten Regel. In gar nicht seltenen Fällen sehen wir ein Glied, welches anfangs eine andere Funktion hatte, sich später zum Schutzorgan entwickeln[1]). So erhärten die Spindeln der Blätter mancher Steppen und Wüsten bewohnenden Astragalusarten erst allmählich und werden zu Dornen, unter deren Schutz die Blätter und Blüten späterer Jahrgänge ihr Leben fristen können.

Bei einer den Nordrand der algerischen Sahara bewohnenden Composite aus der Gattung Zollikoferia[2]) bilden die reich verzweigten, sparrigen Zweige vorjähriger Blütenstandaxen, deren Köpfchen abgefallen sind, ein dichtes, stechendes Gestrüpp, welches die Blätter und jungen Blütenstände vor dem Zahn der Wiederkäuer bewahrt. Ganz ähnlich verhält sich das ebendaselbst vorkommende Bupleurum spinosum L., dessen kugelrunde Büsche durch die allseitig abstehenden, stechenden, gebleichten Inflorescenzreste ein durchaus eigentümliches Aussehen bieten.

Auch wo ein solcher Funktionswechsel ausgeschlossen ist, kommt es vor, daß Schutzmittel ihre Ausbildung erst nach vollendetem Längenwachstum der Organe erreichen. Auch hier entwickelt sich das noch wehrlose Organ unter dem Schutz älterer Teile (Blattscheiden bei Gräsern und Cyperaceen, Scheide der Schachtelhalme).

Durch frühzeitige Entwickelung sind, wie vielleicht alle inneren Schutzmittel, namentlich auch die Rhaphiden ausgezeichnet, welche allein in dieser Beziehung noch etwas eingehender betrachtet werden sollen. In allen darauf hin untersuchten Wurzeln (Typha latifolia, Eichhornia speciosa, Vanda teres, Vitis heterophylla) gehen die Nadeln bis dicht an den Vegetationspunkt heran. Auch in jungen Axen und Blättern sind, wie schon oft hervorgehoben worden ist, die Rhaphiden sehr früh vorhanden.

1) Vergl. KERNER, Pflanzenleben, Bd. I.

2) Die Benennung dieser und der folgenden Pflanze verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Professor ASCHERSON. Die nicht blühende Zollikoferia war nicht mit Sicherheit zu bestimmen; sie gehört nach Professor ASCHERSON jedenfalls in die Sektion Acanthosonchus, steht der Z. spinosa Forsk. sehr nahe und könnte vielleicht die für El Kantara angegebene Z. multifida Cosson sein.

SCHIMPER[1]) giebt an, daß dieselben bereits in jungen noch im Wachstum begriffenen Blättern fertig ausgebildet sind und nachher weder an Größe noch an Zahl zunehmen. Im Gegensatze hierzu fand er bei anderen Krystallformen des Kalkoxalats eine langsame und stätige, mit dem Alter fortschreitende Zunahme.

Dieser Unterschied zwischen den Rhaphiden und anderen Kalkoxalatkrystallen ist für uns von Wichtigkeit. Beiderlei Krystalle sind Nebenprodukte des Stoffwechsels. Während aber bei den sekundären Kalkoxalatkrystallen, wie SCHIMPER in seinen schönen Untersuchungen gezeigt hat, ein Zusammenhang zwischen deren Bildung und den Ernährungsvorgängen besteht, so liegt die Sache anders für die zu den primären Kalkoxalatkrystallen gehörenden Raphiden. SCHIMPER (S. 113) hebt ausdrücklich hervor, daß es ihm nicht gelungen ist, die Bedeutung der primären Kalkoxalatbildung — unter anderen der Rhaphiden — klar zu legen. „Dieselbe, sagt er, scheint sich einer experimentellen Behandlung, wenigstens bei dem gegenwärtigen Stande unserer Methoden, beinahe ganz zu entziehen.“ Nicht anders wird sich wohl die Sache verhalten für zahlreiche andere primäre Exkrete: ätherische Öle, Gerbstoffe, Bitterstoffe, Alkaloïde u. s. w. Die Pflanze bildet diese Stoffe nur, um ihre Existenz gegen äußere Angriffe zu sichern.

Nachdem in der frühzeitigen Ausbildung ein charakteristisches Merkmal der Schutzmittel erkannt worden ist, liegt der Gedanke nahe, in zweifelhaften Fällen aus diesem Umstand, wenn nicht einen Beweis, so doch eine Indikation für die Schutzfunktion gewisser Gebilde herleiten zu wollen. So wird z. B. die Deutung der vereinzelten spitzen Kalkoxalatkrystalle von Irisarten und von Pontederia crassipes und Eichhornia speciosa durch deren frühe Entstehung unterstützt. Für Iris hat SCHIMPER (l. c. S. 83) die Angabe von HILGERS, nach welchem die großen Prismen (siehe oben S. 99) nach ihrer Ausbildung in jungen Blättern weder an Größe noch an Zahl zunehmen, bestätigt. Bei Eichhornia speciosa werden die in die Hohlräume des schwammigen Blattstiels und Stengels hineinragenden spitzen Krystalle ebenfalls schon in den noch jungen unentfalteten Organen aufgefunden. Ebenso

[1]) Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung, 1888.

wird die weiter oben ausgesprochene Ansicht, daß die chemischen Schutzmittel der Lebermoose (S. 49) höchst wahrscheinlich in den sogenannten Ölkörpern abgelagert sind, durch das von Pfeffer beobachtete frühzeitige Erscheinen derselben ganz wesentlich unterstützt.

Die Stoffwechselprodukte, von welchen hier und im vorhergehenden die Rede gewesen ist, wird man wohl zweckmäßigerweise von den bei der Ernährung beteiligten Exkreten abtrennen. Man kann sie im Gegensatz zu diesen mit dem Namen Schutzexkrete bezeichnen, da sie bei den Ernährungsprozessen nur insofern in Betracht kommen, als zu ihrer Bildung Baustoffe notwendig sind. Zu den Schutzexkreten sind selbstverständlich nicht bloß die Schutzmittel gegen Tierfraß zu zählen, sondern auch zahlreiche andere Ausscheidungen, wie Wachs, Kautschuck u. s. w., welche verschiedene Funktionen im Haushalt der Pflanzen erfüllen, aber alle nur zum Zweck des Schutzes gebildet werden. Eine scharfe Grenze zwischen den Schutzexkreten und anderen Stoffen, welche bei den Ernährungsvorgängen beteiligt sind, wird sich allerdings, wie bei allen solchen Einteilungen, nicht durchführen lassen, da selbst Baustoffe bei gewissen Pflanzen zugleich als Schutzmittel wirksam sein können. Ich erwähne hier bloß das bekannte Beispiel der Dattelkerne, deren stark verdickte Endospermzellwände zugleich als Schutzorgane während der Samenruhe und Reservestoffe bei der Keimung angesehen werden. Gerbstoff ist in vielen Fällen ohne Zweifel bloß Schutzexkret. Ob er aber immer bloß ein solches ist, muß noch festgestellt werden. Aus dem vielfach beobachteten Wandern des Gerbstoffs innerhalb der Pflanzen kann noch nicht geschlossen werden, daß er als Baustoff weitere Verwendung findet, denn es ist recht gut denkbar, daß ein Schutzexkret als solches innerhalb der Pflanze fortbewegt werde, ohne wieder in den Ernährungsstoffwechsel einzutreten. Hier wie in ähnlichen Fällen eröffnet sich ein dankbares Gebiet für weitere Forschungen.

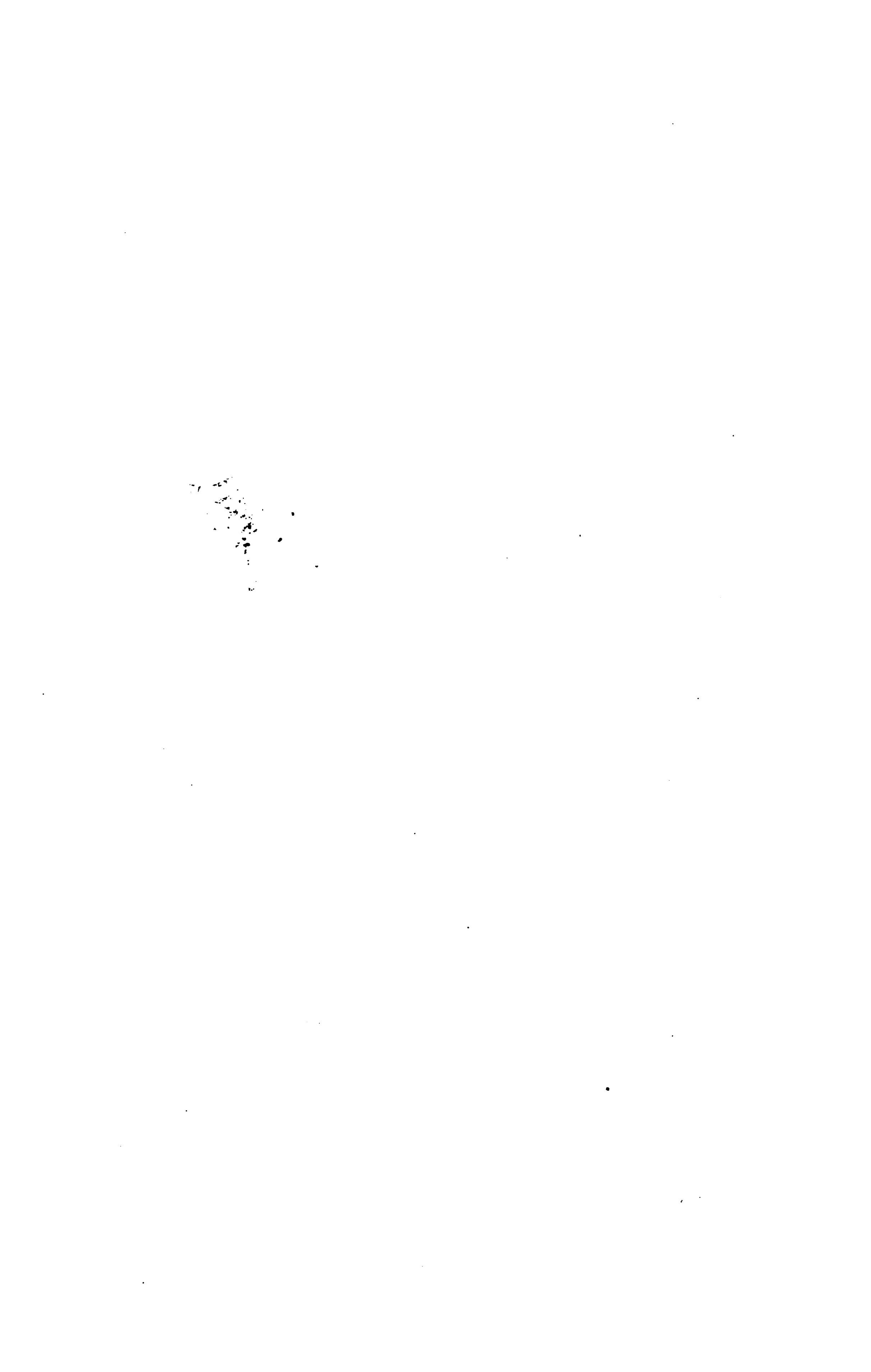
Das beschränkte Vorkommen vieler Schutzexkrete in gewissen Familien, der fast vollständige Mangel derselben bei Pflanzen, welche wie die Laubmoose, die Equiseten, vorwiegend oder ausschließlich mit mechanischen Schutzeinrichtungen versehen sind, ferner die auffallenden Thatsachen des Vikariierens von Schutzstoffen von

durchaus verschiedener chemischer Zusammensetzung bei Pflanzen desselben Verwandtschaftskreises — Rhaphiden bei Arum, ätherisches Öl bei Acorus — bekräftigen die vorher geäußerte Ansicht, daß, wenn nicht alle, so doch viele Schutzexkrete mit der eigentlichen Ernährung der Pflanzen nichts zu thun haben. Bei den Ernährungsprozessen der Pflanzen beteiligen sich eine verhältnismäßig geringe Zahl von Substanzen, von denen viele fast durch das ganze Pflanzenreich verbreitet sind. Unter den Vertretern der natürlichen Gruppen herrscht in dieser Beziehung mit wenigen Ausnahmen eine große Gleichmäßigkeit. Diese Thatsachen lassen auf weitgehende Übereinstimmung in den Vorgängen des Ernährungsstoffwechsels schließen. Ganz anders liegen die Sachen bei den Schutzexkreten. Wenn in manchen Fällen auch hier größere Übereinstimmung in der Verteilung derselben bei Pflanzen eines und desselben Verwandtschaftskreises herrscht, so tritt dieselbe doch sehr zurück gegenüber der außerordentlich großen Mannigfaltigkeit, welche oft innerhalb einer Familie, ja einer Gattung zu Tage tritt und häufig nicht geringer ist, als die Verschiedenheit der äußeren Gestaltung.

Auf verschiedenen Gebieten ist es der biologischen Forschung gelungen, vorher ungeahnte Zusammenhänge aufzudecken und unser Bedürfnis nach Erkenntnis des Zusammenhangs der Erscheinungen zu befriedigen. Schon lange ist man gewohnt, viele Erscheinungen der Gestaltung, sowohl der Vegetations- als der Fortpflanzungsorgane, aus den Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren zu begreifen, und niemand wird in unserem speziellen Fall daran zweifeln, daß die äußeren mechanischen Schutzmittel der Pflanzen im Kampfe dieser mit der Tierwelt erworben worden sind. Die große Mannigfaltigkeit der mechanischen Schutzmittel erscheint uns nicht mehr sinnlos, sondern ebenso begreiflich wie die Mannigfaltigkeit in den Bildungen der Blumen. So werden auch die großen Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Exkrete und mithin der Stoffwechselprozesse unserem Verständnis näher gerückt sein, wenn wir die Exkrete als Schutzmittel betrachten, welche im Kampf mit der Tierwelt erworben worden sind. Die die Pflanzen umgebende Tierwelt ist nicht bloß auf die Gestaltung, sondern auch auf den Chemismus der Pflanzen von tiefgreifendem Einfluß gewesen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 486






CANCELLED
ILL
227

